

Clara Inés Nicholls Estrada

Control biológico de insectos:
un enfoque agroecológico

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

Control biológico de insectos: un enfoque agroecológico

Clara Inés Nicholls Estrada

Ciencia y Tecnología
Editorial Universidad de Antioquia

Ciencia y Tecnología

© Clara Inés Nicholls Estrada

© Editorial Universidad de Antioquia

ISBN: 978-958-714-186-3

Primera edición: septiembre de 2008

Diseño de cubierta: Verónica Moreno Cardona

Corrección de texto e indización: Miriam Velásquez Velásquez

Elaboración de material gráfico: Ana Cecilia Galvis Martínez y Alejandro Henao Salazar

Diagramación: Luz Elena Ochoa Vélez

Coordinación editorial: Larissa Molano Osorio

Impresión y terminación: Imprenta Universidad de Antioquia

Impreso y hecho en Colombia / Printed and made in Colombia

Prohibida la reproducción total o parcial, por cualquier medio o con cualquier propósito, sin autorización escrita de la Editorial Universidad de Antioquia.

Editorial Universidad de Antioquia

Teléfono: (574) 219 50 10. Telefax: (574) 219 50 12

E-mail: mercadeo@editorialudea.com

Sitio web: <http://www.editorialudea.com>

Apartado 1226. Medellín. Colombia

Imprenta Universidad de Antioquia

Teléfono: (574) 219 53 30. Telefax: (574) 219 53 31

El contenido de la obra corresponde al derecho de expresión del autor y no compromete el pensamiento institucional de la Universidad de Antioquia ni desata su responsabilidad frente a terceros. El autor asume la responsabilidad por los derechos de autor y conexos contenidos en la obra, así como por la eventual información sensible publicada en ella.

Nicholls Estrada, Clara Inés

Control biológico de insectos : un enfoque agroecológico /
Clara Inés Nicholls Estrada. -- Medellín : Editorial Universidad
de Antioquia, 2008.

282 p. ; 24 cm. -- (Colección ciencia y tecnología)

Incluye glosario.

Incluye bibliografía e índices.

ISBN 978-958-714-186-3

1. Control biológico de insectos 2. Control biológico de plagas
agrícolas 3. Insectos útiles y perjudiciales 4. Ecología agrícola I. Tít. II.
Serie.

632.7 cd 21 ed.

A1176332

CEP-Banco de la República-Biblioteca Luis Ángel Arango

Contenido

Agradecimientos	xiii
Prólogo	xv
Introducción	xvii
1 Generalidades	1
Origen del control biológico	1
¿Qué es control biológico?	1
¿Qué es control natural?	3
El uso de enemigos naturales	5
Ventajas y limitaciones del control biológico	6
Costos del control biológico	7
Plagas exóticas	8
Resurgencia, plagas secundarias y resistencia	9
Resurgencia	9
Plagas secundarias	9
Resistencia	9
2 Ecología de poblaciones como base teórica para el control biológico ...	11
Bases teóricas del control biológico	11
Modelos para el estudio de poblaciones	15
3 Plagas y otros agentes nocivos	20
Conceptos bioeconómicos	20
¿Cómo se determinan los umbrales?	22
Tipos de plagas	22
Causas de aparición de una plaga	22
Tipo de organismos a controlar por medios biológicos	24
Consideraciones en la aplicación del control biológico	27

4 Enemigos naturales	28
Características deseables de los enemigos naturales	28
Tipos de agentes de control biológico	28
Rol e impacto de los depredadores	29
Principales características de los depredadores	30
Coleoptera	31
Neuroptera	43
Hemiptera (chinchas)	45
Diptera	51
Hymenoptera	54
Lepidoptera	55
Orthoptera	56
Dermaptera	56
Thysanoptera	56
Arácnidos depredadores de artrópodos	56
Particularidades de los depredadores	62
Hábitos alimenticios de los depredadores	63
Métodos para determinar el rango de presas	64
Elementos de la especificidad en las presas	65
Enemigos naturales asociados con la presa	67
Evolución y predictibilidad de la especificidad en la presa	68
Parasitoides: características biológicas, rol e impacto	69
Comportamiento de los parasitoides	71
Parasitoides del orden Diptera	77
Parasitoides del orden Lepidoptera	81
Parasitoides del orden Coleoptera	81
Parasitoides del orden Strepsiptera	82
Parasitoides del orden Hymenoptera	82
Diversidad de especies de parasitoides y sus hospederos	108
Patógenos	109
Clasificación	110
Daños producidos por los agentes patógenos	110
Bacterias	112
Propiedades biológicas relacionadas con el control biológico	114
Bacterias que atacan a los insectos	115
Hongos	122
Subdivisión Deuteromycotina	125
Subdivisión Zygomycotina	128
Subdivisión Mastigomycotina	131
Virus	132
Baculoviridae	133
Reoviridae	139
Poxviridae	140
Polydnaviridae	141

Nematodos	141
Biología y ciclos de vida de algunos nematodos	143
Características de algunas especies de nematodos entomopatógenos	147
Producción masiva de nematodos	150
Pruebas de campo con nematodos entomopatógenos	151
Protozoos	153
Phylum Sarcomastigophora	153
Phylum Apicomplexa	153
Phylum Ciliophora (Ciliates)	154
Phylum Microspora	154
Otros microorganismos entomopatógenos	155
Aspectos para tener en cuenta sobre los entomopatógenos	156
5 Estrategias de control biológico	159
Control biológico clásico	159
Búsqueda de enemigos naturales	162
Cuarentena, cría y evaluación de enemigos naturales	162
Establecimiento de los enemigos naturales	163
Control biológico aumentativo	164
Conservación y manejo del hábitat	170
Provisión de recursos	171
Diversificación del hábitat	171
Naturaleza y función de la biodiversidad en agroecosistemas	175
Patrones de biodiversidad de insectos en agroecosistemas	180
Biodiversidad vegetal y estabilidad de poblaciones de insectos en agroecosistemas	182
Estructura del paisaje agrícola y biodiversidad de insctos	186
¿Qué se necesita para establecer una estrategia efectiva de manejo de hábitat?	189
Estudio de caso: biodiversificación de viñedos en el norte de California .	193
Metodología	194
Implicaciones del estudio	204
Conclusiones del estudio	205
Conclusiones	207
Glosario	211
Bibliografía	217
Anexo	231
Protocolo de monitoreo para inspecciones visuales de campo	231
Preguntas claves para el estudio del control biológico de plagas	232
Ejercicios de campo	233

Ejercicio 1. Nivel económico de daño y acción: para la toma de decisiones	233
Ejercicio 2. Funciones ecológicas de los organismos	235
Ejercicio 3. Factores que deben considerarse en la toma de decisiones en el manejo ecológico de plagas	237
Ejercicio 4. Determine la diferencia entre prácticas y procesos y cómo se relacionan	239
Ejercicio 5. Mapeo de la biodiversidad en los agroecosistemas: estructura, interacciones y cadenas tróficas	239
Índice de taxa	243
Índice analítico	261

Dedico este libro a mi familia y amigos, pero en especial a los agricultores agroecológicos que desinteresadamente me han enseñado la práctica de la agricultura y a entender que ésta no sólo se aprende en las universidades sino a través del diálogo de saberes entre investigadores y agricultores para avanzar en el camino de la sustentabilidad.

Agradecimientos

Expreso mi gratitud, primero, a todas las personas que me colaboraron en la realización de este libro, principalmente al doctor Miguel Altieri por su incansable apoyo, aporte y revisión. Agradezco a mis estudiantes por su entusiasmo y voluntad de colaborar en la edición del texto, en especial a mis amigos Ana Cecilia Galvis y Alejandro Henao en la elaboración del material gráfico y en la corrección preliminar de esta obra. Mi reconocimiento también para la Editorial de la Universidad de Antioquia (Colombia) por publicar el libro, así como a todas las fundaciones y organizaciones que han apoyado este trabajo de investigación.

Prólogo

El objetivo de esta publicación es contribuir al entrenamiento de una nueva generación de practicantes del control biológico que resolverán problemas y serán agroecólogos preparados para los desafíos de la agricultura del siglo XXI.

La edición ha tardado, sin embargo, su cumplimiento busca cubrir los temas más relevantes del control biológico de plagas con enfoque agroecológico. Asimismo, amplía y actualiza la visión del control biológico, ya que incluye no sólo la descripción de los principales enemigos naturales y microorganismos que se usan con tal fin, sino que presenta la estrategia de su conservación mediante el manejo de la biodiversidad. Un aspecto importante ha sido el esfuerzo por tratar el control biológico de insectos con una perspectiva agroecológica en los diferentes tópicos del libro. Por ejemplo, en los capítulos se cubrieron temas como la estimación del rango de hospederos de los enemigos naturales, la colonización de los agentes de control y la evaluación del impacto, por nombrar algunos.

Otro aspecto importante lo constituye el esfuerzo por reducir completamente los impactos indeseables asociados con el control biológico y mejorar las características técnicas de la medición del rango de hospederos y la predicción, las cuales constituyen herramientas para mejorar la práctica futura.

De las tres metodologías mediante las cuales se implementa el control biológico (importación de enemigos naturales, aumento y conservación), se dedica más espacio al control biológico por conservación, un enfoque útil como respuesta al manejo diversificado de los agroecosistemas. Aunque éste genera debate entre los entomólogos, una nueva generación de científicos y agricultores agroecológicos lidera el tema de la diversificación, y los resultados de la investigación conducen a un consenso sobre los beneficios de la diversidad en la regulación de plagas.

En esta obra se discuten los aspectos más importantes de los enemigos naturales y los entomopatógenos que regulan las poblaciones de plagas. Asimismo se presentan los elementos más relevantes del control biológico clásico, el control biológico aumentativo y el control biológico por conservación como métodos comprobados satisfactoriamente, y de interés para la investigación.

En resumen, este libro entrega las bases teóricas, metodológicas y prácticas para entender y manejar las poblaciones de plagas en los agroecosistemas.

Como entomóloga, mi gran expectativa es que quienes tengan un interés en el manejo de plagas se vuelvan más sensibles a las complejidades de la agricultura y entiendan que los problemas de plagas no pueden analizarse por separado de los aspectos técnicos en las dimensiones socioeconómicas. Por el contrario, el paradigma agroecológico plantea que ambos deben considerarse holísticamente. Poco a poco en la investigación nos hemos dado cuenta de que las causas de los problemas de plagas son inherentes a las características del sistema económico que prevalece, el cual estimula el establecimiento de monocultivos especializados de gran escala, altamente dependientes de insumos externos y que de forma peligrosa simplifican los paisajes agrícolas y tornan más vulnerables a los sistemas agrícolas homogéneos. Sólo rompiendo el monocultivo se pueden revertir los impactos ecológicos de la agricultura industrial.

Introducción

El control biológico de plagas consiste en el uso de enemigos naturales y microorganismos para el control de sus poblaciones. Se trata de una técnica milenaria que utilizaron culturas como la china en el siglo III. Fue, sin embargo, a partir de finales del siglo XIX cuando el control biológico de plagas despertó un gran interés debido al éxito que se consiguió con la introducción de la mariquita *Rodolia cardinalis* (Coleoptera: Coccinellidae) para el control de la cochinilla acanalada *Icerya purchasi* (Homoptera: Coccidae).

No obstante, el control biológico de plagas dejó de practicarse con la generalización de la lucha química como medida de control de plagas, enfermedades y malezas, hasta que, por los diversos problemas que ocasionó el uso intensivo de plaguicidas, ganó de nuevo terreno como alternativa en el manejo de la salud vegetal.

Conforme progresa la modernización agrícola, los principios ecológicos se ignoran o desestiman continuamente. En consecuencia, los agroecosistemas modernos son inestables. Los desequilibrios se manifiestan como brotes recurrentes de plagas y enfermedades en numerosos cultivos y en la salinización y erosión del suelo, contaminación de aguas y otros problemas ambientales. Éstos son claros signos de que la estrategia del control de plagas y enfermedades que se basa en la utilización de pesticidas ha llegado a su límite. El empeoramiento de los problemas de plagas y enfermedades se relaciona experimentalmente con la expansión de los monocultivos a expensas de la diversidad vegetal, la cual constituye un componente esencial del paisaje que proporciona servicios ecológicos claves para asegurar la protección de cultivos (Altieri y Letourneau, 1992). Es necesaria una estrategia alternativa que se base en el uso de los principios ecológicos para aprovechar al máximo los beneficios de la biodiversidad en la agricultura. Por esta razón, en la actualidad el control biológico se considera una pieza fundamental e indispensable en cualquier estrategia de agricultura sostenible con base agroecológica.

Este libro recoge los aspectos más relevantes y claves del control biológico de plagas, así como las formas en que la biodiversidad contribuye al diseño de agroecosistemas estables. Presenta los efectos de cultivos intercalados, cubierta vegetal, manejo de malas hierbas y manipulación de la vegetación en los márgenes del cultivo, y presta

atención especial en el conocimiento de los efectos de los sistemas botánicamente diversos, sobre la densidad poblacional de las plagas, enemigos naturales y en los mecanismos que subyacen en la reducción de las plagas en los sistemas diversificados. Esto es esencial para que el control biológico de plagas sea efectivo y de esta forma el diseño de la vegetación pueda usarse eficazmente como táctica de manejo de plagas con base ecológica (MPBE) en una agricultura sostenible.

La información de esta obra proviene de diversas publicaciones escritas por la autora, así como de publicaciones de científicos que se dedican al manejo del hábitat para favorecer el control biológico de insectos (Altieri, 1992, Barbosa, 1998; Pickett y Bugg, 1998; Landis *et al.*, 2000; Smith y McSorley, 2000).

1

Generalidades

Origen del control biológico

El uso de enemigos naturales para reducir el impacto de plagas tiene una historia muy larga. El origen del aprovechamiento del fenómeno natural del control biológico está en la práctica de los antiguos agricultores chinos. Cuando observaron que las hormigas eran depredadores efectivos de muchas plagas de los cítricos, aumentaban sus poblaciones, para ello colectaban nidos de hormigas depredadoras en hábitats cercanos y los colocaban en sus huertos, con el propósito de reducir las poblaciones de plagas del follaje. Hoy, los insectarios y la distribución de enemigos naturales por carga aérea alrededor del mundo son simplemente adaptaciones modernas de las ideas originales. Aunque la literatura menciona algunos casos en los siglos XVI, XXVII, XVIII, en los que se observa el fenómeno y se plantean algunas posibilidades de su utilización, el primero en sugerir que los parasitoides podrían utilizarse en el control de plagas fue Erasmo Darwing, en 1800, al observar la muerte de larvas del follaje en repollo atacadas por una avispa (Ichneumonidae), y sólo hasta hace poco más de un siglo, en 1888, se presenta el primer intento serio y bien planeado de control biológico. Por eso, se toma este año como el inicio del control biológico en el mundo. Se trata del caso bien conocido y documentado de la introducción del coccinélido depredador *Rodolia cardinalis* (Coleóptera: Coccinellidae) de Australia a California para el control de la escama algodonosa de los cítricos *Icerya purchasi* (Homoptera: Margarodidae).

¿Qué es control biológico?

Es una forma de manejar poblaciones de animales o plantas. Consiste en el uso de uno o más organismos para reducir la densidad de una planta o animal que causa daño al hombre (DeBach, 1964). Así, el control biológico puede definirse como el uso de organismos benéficos (enemigos naturales) contra aquellos que causan daño (plagas).

Un organismo indeseable puede eliminarse localmente o, lo que resulta mejor, su población puede reducirse a una escala que no cause daño económico. La erradicación completa de plagas resulta ambiciosa y en la mayoría de los casos trae problemas ecológicos. Si un enemigo natural elimina completamente a una plaga, éste quedaría sin alimento para continuar su desarrollo. El control biológico busca reducir las poblaciones de la plaga a una proporción que no cause daño económico, y permite una cantidad poblacional de la plaga que garantiza la supervivencia del agente controlador. Este agente mantiene su propia población y previene que la plaga retorne a grados poblacionales que causan daño (véase figura 1.1).

Toda población de insectos en la naturaleza recibe ataques en alguna medida por uno o más enemigos naturales. Así, depredadores, parasitoides y patógenos actúan como agentes de control natural que, cuando se tratan adecuadamente, determinan la regulación de poblaciones de herbívoros en un agroecosistema particular. Esta regulación se denomina *control biológico*. En la actualidad se encuentran fácilmente más de treinta definiciones de control biológico, que de una u otra forma buscan precisar o delimitar el campo de acción de esta ciencia, desde la primera definición que dio Smith en 1919: “[...] el uso de enemigos naturales bacterias, hongos, parásitos y depredadores para el control de plagas”. Las definiciones más amplias incluyen, además de la anterior, casi todos los métodos de control diferentes del control químico convencional,

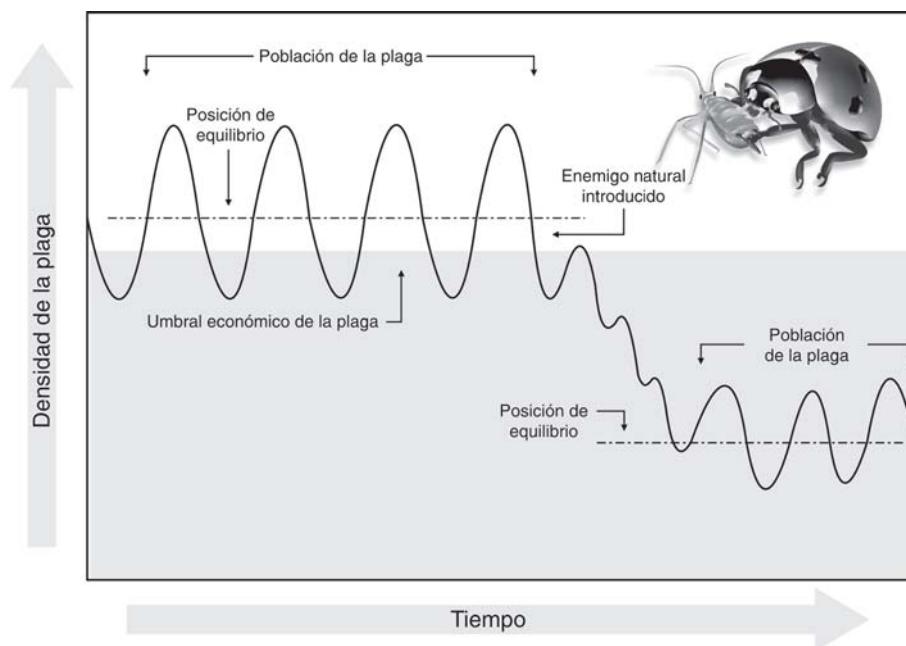


Figura 1.1 Efecto regulador de la introducción de un enemigo natural que ejemplifica el control biológico sobre una población plaga en relación con un umbral económico

como la resistencia de plantas, la esterilización o técnica del macho estéril, el uso de feromonas y la manipulación genética de las especies. Pero quizá la más apropiada y de mayor aceptación la constituye la que dio DeBach (1964): “la acción de los parasitoides, depredadores o patógenos para mantener la densidad de la población de un organismo plaga a un promedio más bajo del que ocurriría en su ausencia”. Esta definición describe un fenómeno natural que al ser utilizado por el hombre en el manejo de plagas, malezas y enfermedades en los agroecosistemas, constituye la base de la ciencia del control biológico.

Según como se practique, el control biológico puede ser autosostenido y se diferencia de otras formas de control porque su actuación depende de la densidad de la población de plagas. De esta manera, los enemigos naturales aumentan en intensidad y destruyen la mayor parte de la población de plagas en la medida que ésta aumenta en densidad y viceversa (DeBach y Rosen, 1991).

En un sentido estrictamente ecológico, la aplicación del control biológico se considera una estrategia válida para restaurar la biodiversidad funcional en ecosistemas agrícolas, al adicionar entomófagos “ausentes” mediante las técnicas clásicas o aumentativas de control biológico o el incremento de la ocurrencia natural de depredadores y parasitoides por medio de la conservación y el manejo del hábitat.

Este libro presenta el rol que juegan los depredadores, parasitoides y patógenos en los agroecosistemas, además, analiza las diferentes estrategias que se usan en el control biológico para emplear insectos entomófagos en la regulación de poblaciones de plagas en la agricultura. Aunque los principios de control biológico pueden aplicarse contra varios organismos plagas (malezas, fitopatógenos, vertebrados e insectos), este texto se centra en el uso del control biológico contra insectos.

¿Qué es control natural?

Van den Bosch *et al* (1982) utilizan la expresión “control biológico” con dos acepciones: 1) la introducción de los enemigos naturales por el hombre y el manejo que éste hace de ellos para controlar las plagas, al que llaman *control biológico aplicado*, y 2) el control espontáneo en la naturaleza, sin la intervención del hombre, que denominan *control biológico natural*. En este último, el control biológico constituye un fenómeno ecológico en el cual las plantas y los animales los regulan sus enemigos naturales (agentes bióticos de mortalidad) y representa uno de los principales componentes del control natural que mantiene a todas las especies vivientes en un estado de equilibrio con sus ambientes.

En la naturaleza todas las poblaciones de organismos están restringidas por factores que previenen su crecimiento ilimitado. Estos factores se dividen en dos grupos: 1) los agentes independientes de la densidad de la población sobre la cual ellos actúan (*factores independientes de la densidad*); 2) los elementos cuya influencia varía de acuerdo con la densidad de la población (*factores dependientes de la densidad*) (Varley *et al*, 1973).

Los factores independientes de la densidad, en su mayoría abióticos, afectan las poblaciones sin importar el nivel poblacional. El clima es un ejemplo, éste no regula la población hasta cierto nivel, pero bajo algunas circunstancias (frío, sequía,

etc.) puede causar un *cambio* inmediato y drástico en la abundancia de especies en áreas locales (véase figura 1.2).

Los otros factores que frenan el crecimiento ilimitado de la población son los dependientes de la densidad. Cuando estos procesos son positivos sus efectos resultan fuertes en proporción con poblaciones altas y relativamente débiles con poblaciones bajas. En otras palabras, el porcentaje de mortalidad resulta mayor cuando la población de la presa es alta y menor cuando las presas son pocas y muy dispersas. Como resultado la población se *regula* entre ciertos límites. Como el control biológico constituye una forma de inducir la regulación de una población, es importante entender los procesos de regulación dependientes de la densidad en las poblaciones naturales. Los parasitoides y depredadores ejercen una presión de regulación importante sobre muchas poblaciones de insectos presa. Estos enemigos naturales contribuyen a mantener sus huéspedes a niveles bajos mediante interacciones complejas (véase figura 1.3).

En toda comunidad natural existen varios tipos de interacciones entre la misma especie (*intraespecíficas*) y entre diferentes especies (*interespecíficas*). En una comunidad natural, la competencia interespecífica e intraespecífica por recursos limitados juega un papel predominante. Especies diferentes tienen necesidades similares por recursos, por tanto habrá una mayor competencia entre especies que

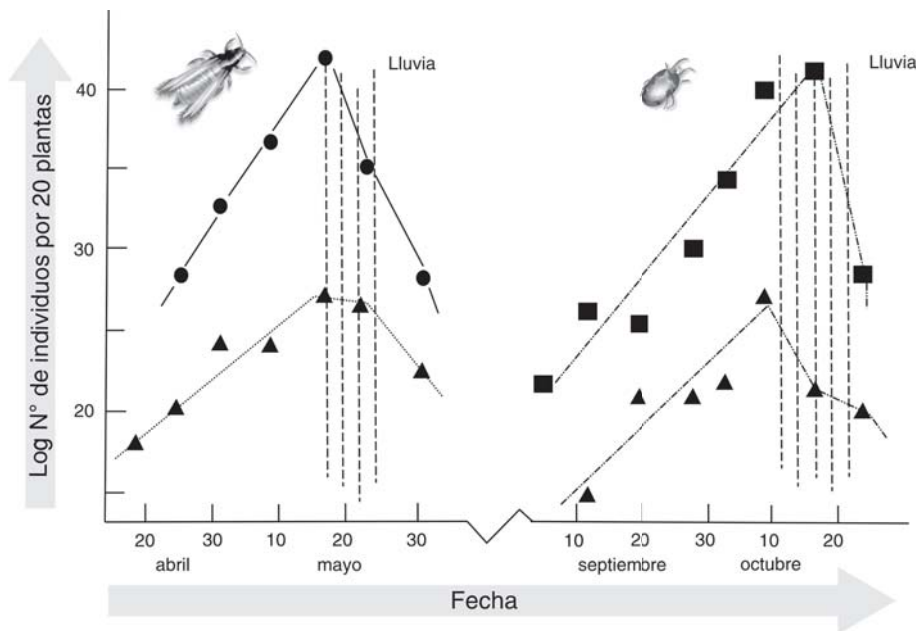


Figura 1.2 Crecimiento exponencial y caídas subsecuentes de la población de dos plagas de la yuca *Manonychellus tanajoa* (Acari: Tetranychidae) (■) y *Scirtothrips manihoti* (Thysanoptera: Thripidae) (●), durante las lluvias de mayo y octubre en Minas Gerais, Brasil.

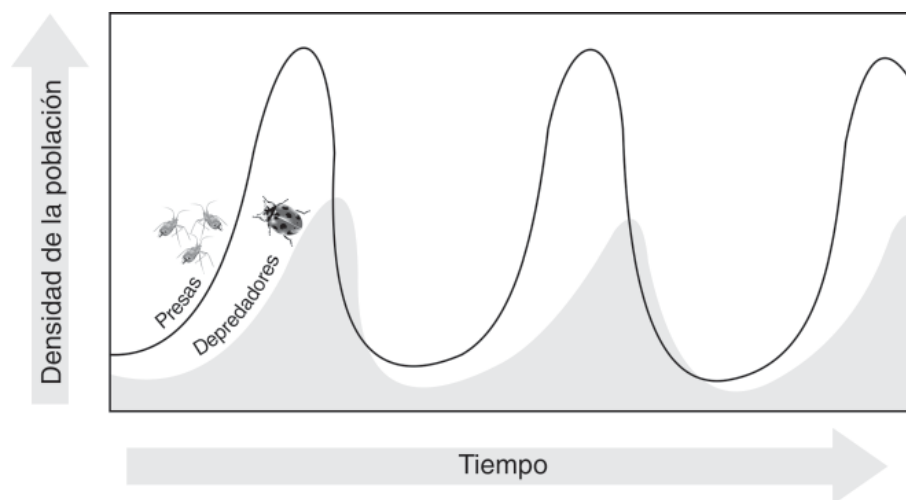


Figura 1.3 Interacciones entre presas y sus enemigos naturales en un proceso típico de densidad dependiente

tienen necesidades similares. Tales grados de competencia, además de la influencia de los enemigos naturales, pueden determinar los niveles de población relativa de una especie particular en un campo de cultivo.

Las especies que coexisten, cada una con su propia historia de selección natural, constituyen una comunidad natural. En esta comunidad, el tipo de especies y su abundancia a veces se mantienen constantes de un año al siguiente. Pero cuando la comunidad se simplifica con la agricultura, el hábitat cambia drásticamente. Para cada individuo, nuevas condiciones, favorables o desfavorables emergen. Muchas especies de plantas y animales desaparecen, mientras que otras prevalecen con abundantes recursos y espacio. La ausencia de enemigos naturales y la reducción de la competencia con otras especies explican cómo ciertas especies de insectos se incrementaron en grandes números y se convirtieron en plagas.

El control biológico busca invertir esta situación y frenar el crecimiento desmedido de las poblaciones mediante un factor clave de mortalidad que podría retornar la población de la plaga a un nivel que no cause daño. El control biológico no necesariamente pretende reintroducir la complejidad y diversidad natural original del hábitat, sino introducir uno o varios agentes claves que puedan influir de forma drástica en la mortalidad de las especies plaga.

El uso de enemigos naturales

Originalmente el principal uso de enemigos naturales fue en control biológico clásico y se define como la “introducción y establecimiento permanente de una especie exótica para el control o supresión, a largo término, de la población de

una plaga” e involucra la búsqueda de enemigos naturales en su lugar de origen, donde ejercen una presión de regulación importante sobre la especie plaga. Estos enemigos naturales se colectan y envían al país o lugar donde la plaga es exótica y carece de enemigos, por lo que se ha convertido en un problema serio.

En algunas ocasiones los enemigos naturales nativos o exóticos se establecen, pero sus números son insuficientes para reducir la plaga a un grado que no cause daño. Por esto, los enemigos naturales pueden incrementarse mediante la cría en laboratorio para su posterior liberación ya sea ocasional o repetida. Este método se conoce generalmente como *control aumentativo* de enemigos naturales (Ridgway y Vinson, 1977).

En otras ocasiones los enemigos naturales nativos o exóticos aparecen esporádicamente y, por tanto, ejercen un factor de mortalidad que provee un control sobre la plaga. Este fenómeno se conoce como *control biológico fortuito*. Un ejemplo de éste se dio en el este de África, donde la avispa parasitoide *Aphytis chrysimpli* (Hymenoptera: Aphelinidae), originaria de la región mediterránea, fue accidentalmente introducida y ahora ejerce un control sobre la escama roja de los cítricos.

Otro método de control biológico lo constituye la *conservación de los enemigos naturales*, ya sean nativos o introducidos y consiste en la adopción de prácticas culturales que fomentan la aparición y abundancia de enemigos naturales, pero para que esto funcione es necesario eliminar el uso de insecticidas. En algunas ocasiones las condiciones físicas de los campos agrícolas o sus alrededores pueden modificarse para promover la eficiencia de los enemigos naturales nativos. Como cualquier manejo exitoso, el método seleccionado depende de la cantidad de información ecológica que se tenga, la cual provee las bases para tomar la mejor decisión.

Las plagas agrícolas que se regulan mediante control biológico son atribuidas principalmente al grupo de insectos chupadores (órdenes Homoptera y Hemiptera). Los insectos en el orden Homoptera son muy diversos e incluyen insectos como: chicharritas (Cicadellidae y Delphacidae), psyllidos (Psyllidae), moscas blancas (Aleyrodidae), áfidos (Aphididae), escama algodonosa (Margarodidae), chanchito blanco (Pseudococcidae), escamas blandas (Coccidae) y escamas alargadas (Diaspididae).

Casos exitosos de control biológico con escamas y Pseudococcidae han fomentado mucha confianza en este método de control. Estos insectos homópteros amenazan por mucho tiempo diferentes industrias agrícolas, en particular la de los cítricos, y la motivación para su control ha sido alta. Por la alta presión de selección de los pesticidas usados en estos sistemas, muchas de estas plagas carecen de enemigos naturales nativos y ha sido necesaria la reintroducción de insectos benéficos para bajar sus poblaciones.

Ventajas y limitaciones del control biológico

El control biológico tiene varias ventajas ya que la estrategia se dirige a una especie de plaga particular, mientras se mantiene la población de la plaga por muchos años sin causar daño económico. En el largo plazo, el control biológico es uno de los métodos más baratos, seguros, selectivos y eficientes para controlar plagas.

Para el público en general, la ventaja más sobresaliente del control biológico es que no contamina el ambiente y no destruye la vida silvestre, aunque algunos conservacionistas argumentan que el control biológico puede afectar la distribución natural de algunos animales silvestres ya que los agentes introducidos podrían desplazar a especies locales.

El desarrollo de alternativas de manejo biológico ha sido lento porque los compuestos químicos pueden patentarse, mientras que los enemigos naturales no; por tanto, las compañías han tenido poco incentivo para desarrollar métodos de control biológico. En consecuencia, la mayoría de la investigación en control biológico la han realizado universidades y organizaciones gubernamentales con fondos públicos, a veces escasos.

La búsqueda y la cría de enemigos naturales pueden tomar muchos años, lo que a veces resulta inaceptable para agricultores que requieren de una solución urgente a sus problemas de plagas (Samways, 1979). El control biológico generalmente ejerce una acción más lenta, porque el control no es inmediato ni tan dramático como los pesticidas. En los programas exitosos de control biológico el enemigo natural reduce la plaga a un nivel que no causa daño, pero no la elimina por completo, pues el enemigo natural requiere una población mínima de plaga para su supervivencia. El control biológico es permanente mientras que el control químico requiere una aplicación cada vez que la plaga alcanza niveles de daño, lo que ha llevado al desarrollo de resistencia en los insectos.

El comportamiento de un enemigo natural resulta a veces difícil de determinar. La mayoría de las introducciones son con base en prueba-error, aunque mediante el uso de una buena metodología, como modelos de simulación y un mayor conocimiento biológico y ecológico de las especies en cuestión, pueden pronosticarse algunas para el futuro.

Costos del control biológico

Los beneficios económicos (ahorro de costos en pesticidas) de los programas de control biológico siempre resultan difíciles de establecer, por el gran número de variables presentes y porque como el control biológico es esencialmente práctico, a veces no existen controles experimentales con los cuales pueda compararse. Sin embargo, en los casos donde los enemigos naturales están bien establecidos y demuestran un beneficio claro a largo plazo, la inversión en la investigación inicial, cría y liberación dan un indicativo del costo relativo actual y los ahorros que esto significa. Mohyuddin y Shah (1977) argumentan que la introducción de una avispa parasitoide en Nueva Zelanda para el control del gusano soldado *Mythimma separata* (Lepidoptera: Noctuidae) ahorró US \$500.000 en insecticidas entre los años 1974 y 1975. Además, mejoró la producción y por ende las exportaciones de maíz (uno de los cultivos más atacados por el gusano soldado) y se obtuvieron ganancias adicionales de millones de dólares. Estos beneficios, los que en la estación de 1974-1975 alcanzaron un exceso de diez millones de dólares, sobrepasan los costos de investigación y de los programas de introducción, los cuales sólo alcanzaron US \$21.700.

En uno de los estados más grandes, en la estación 1979-1980, los productores de cítricos en Zimbabwe se ahorraron 50% en los costos del control de la escama roja al cambiar de la aplicación de insecticidas de amplio espectro a un programa de control biológico. Lo más sorprendente de este ejemplo es que los incentivos financieros no estimularon el cambio de control químico al biológico, sino la aparición de resistencia de la plaga a los organofosforados, lo cual puso de manifiesto que la única vía para controlar la plaga eran los enemigos naturales.

Plagas exóticas

Las especies de insectos propias de un lugar que alcanzan niveles altos de daño en cultivos locales se conocen como *plagas nativas*, y aquellas que se originan en otro lugar geográfico, como *exóticas*. Los enemigos naturales también pueden ser *nativos* o *exóticos*.

Como tendencia típica, la misma plaga aparece en localidades con climas similares y ataca a un cultivo particular. Por esto, resulta importante fortalecer los programas de cuarentena pues usualmente previenen la importación de plagas o la dispersión de éstas dentro de un mismo país. Muchas veces, plagas inmigrantes no sobreviven a las nuevas condiciones, pero en ciertas ocasiones algunas se establecen fácilmente en pequeños números y la población se incrementa con rapidez cuando se presenta una abundancia de alimento y ausencia de sus enemigos naturales.

Una planta exótica, que no tiene competencia por sus parientes nativos y sin los herbívoros que la mantienen a niveles bajos, puede incrementarse rápidamente y convertirse fácil en una maleza. Un foco inicial de infestación se nota poco y la nueva maleza se dispersa hacia otras áreas, convirtiéndose en un gran problema para el control biológico. Un ejemplo importante de control de malezas exóticas lo representa el control de *Opuntia* spp. (Cactaceae). Esta especie, nativa en el Nuevo Mundo, se convirtió en un plaga seria en los pastizales del Viejo Mundo y Australia, donde el clima y la ausencia de herbívoros favoreció su dispersión y abundancia. Esta maleza se ha controlado en muchos países mediante la introducción de insectos benéficos (fitófagos), como *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae).

Una plaga puede dispersarse sobre una gran área geográfica con diferentes climas. Una especie de enemigo natural puede resultar para controlar la plaga en una parte del área y otro agente puede ser más importante en otra área. Por ejemplo, la introducción de la avispa parasitoide *Aphytis melinus* (Hymenóptera: Aphelinidae) es el principal agente controlador de la escama roja *Aonidiella aurantii* (Homoptera: Diaspididae) en las condiciones más extremas de clima al interior de California, mientras que *A. lignanensis* brinda mayor efectividad en la región costera (Huffaker, 1971). En Israel, tres especies de *Aphytis* se presentan simultáneamente. *A. coheni*, es más abundante en una época del año, cuando las temperaturas son altas y la humedad relativa baja, mientras que *A. chrysomphali* predomina a bajas temperaturas y bajo alta humedad relativa, y *A. melinus* tolera ambas condiciones climáticas.

En otros casos, los enemigos naturales presentan biotipos aunque son de la misma especie, y se adaptan a diferentes condiciones climáticas. El biotipo francés de la avispa parasitoide *Trioxys pallidus* (Hymenóptera: Braconidae) resulta efectivo en el

control del áfido de los almendros *Chromaphis juglandicola* (Homoptera: Aphididae) en las áreas costeras de California, mientras que el biotipo iraní de la misma especie es mejor en las zonas áridas del interior (Van den Bosch y Messenger, 1973).

Resurgencia, plagas secundarias y resistencia

Resurgencia

El uso de insecticidas que matan un amplio espectro de especies de insectos puede ocasionar la aparición de varias plagas que antes no se consideraban dañinas. Los insecticidas eliminan un gran número de enemigos naturales, por tanto, las plagas se incrementan o reinvaden las áreas donde se han aplicado insecticidas y al no tener sus enemigos naturales presentes, éstas incrementan sus poblaciones rápidamente. Un ejemplo de este fenómeno ocurrió en los campos de alfalfa de Estados Unidos, donde los pesticidas organofosforados aplicados constantemente eliminaron el depredador *Hippodamia* spp. (Coleóptera: Coccinellidae) y permitieron que el áfido *Therioaphis trifoli* (Homoptera: Aphididae) se incrementara a niveles mayores.

Plagas secundarias

Algunos organismos que normalmente no son plaga, pueden convertirse en plagas después de la aplicación de pesticidas, por la eliminación de sus enemigos naturales. Un ejemplo lo constituye la escama blanca *Gascardia destructor* (Homoptera: Coccidae) en cítricos en Sudáfrica. Esta escama se encontraba bajo un buen control natural, sin embargo, cuando los insecticidas organofosforados se aplicaron de forma persistente para el control de la plaga principal (escama roja de los cítricos), se eliminaron varios enemigos naturales y la escama blanca incrementó dramáticamente sus poblaciones. Lo mismo ocurrió con el chanchito blanco *Pseudococcus aphinis* (Homoptera: Pseudococcidae) en viñedos en Chile, que aparece después de tratamientos químicos continuos contra thrips, al eliminar el parasitoide *Metaphycus flavidulus* (Hymenoptera: Encyrtidae).

Resistencia

Una vez que los pesticidas se utilizan en forma persistente, se requieren aplicaciones regulares, porque los enemigos naturales se han eliminado y la plaga inevitablemente reaparece. Cuando el mismo tipo de insecticida químico se utiliza para controlar una plaga, es muy posible que éste no actúe de forma eficiente porque la plaga desarrolla resistencia química al pesticida. Hoy existen más de 450 especies de artrópodos resistentes a mil insecticidas diferentes (véase figura 1.4), así como un número significativo de especies de patógenos y malezas resistentes a pesticidas.

Una plaga puede desarrollar resistencia por uno o más de los siguientes mecanismos:

- Retarda la entrada del pesticida dentro del cuerpo.
- Incrementa el poder de detoxificación del veneno.
- Reduce la sensibilidad al pesticida en el sitio de acción.

En teoría, las aplicaciones de plaguicidas eliminan de forma temporal las plagas en la región donde se aplican, pero en realidad sucede que raramente matan a todos los miembros de una población. En la región donde se realiza la aplicación unos pocos individuos pueden sobrevivir, bien porque de algún modo evitan el contacto con la toxina o porque pequeñas diferencias en su metabolismo les permiten tolerarla. Esos

sobrevivientes son los progenitores de la próxima generación y al reproducirse pasan los genes de resistencia a la descendencia. Las aplicaciones continuas del plaguicida no logran suprimir la población del organismo plaga, pero sí eliminan de ésta los individuos susceptibles, a la vez que seleccionan los capaces de tolerar la aplicación. Dado el caso de que el plaguicida se utilice de forma constante en una región extensa, puede llegar el momento en que resulte inefectivo para el control de plagas.

La resistencia química también ocurre en algunos enemigos naturales, en especial en los ácaros depredadores *Typhlodromus occidentalis* y *Amblyseius fallacis* (Acari: Phytoseiidae), los cuales se alimentan de ácaros plaga en huertos frutales. La resistencia en parasitoides resulta en extremo rara y parece no desarrollarse como se ha observado con depredadores. Los parasitoides son altamente específicos y cuando eliminan su presa, ellos mueren ya que no encuentran hospedero alternativo, a diferencia de los depredadores que por lo general son polítragos y pueden obtener otras presas. Los parasitoides usualmente se desarrollan dentro de su huésped y, por tanto, la exposición a la presión de los pesticidas es menor, mientras que todos los estados de desarrollo de los depredadores están expuestos a los pesticidas.

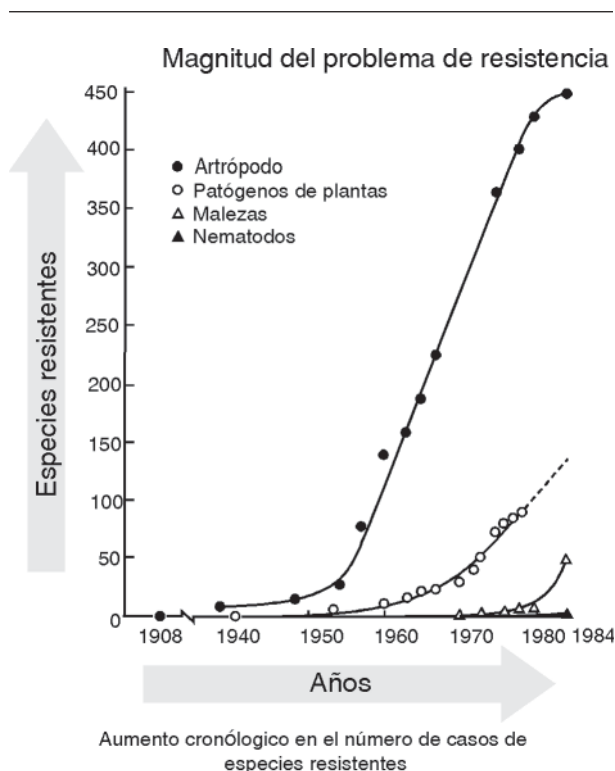


Figura 1.4 Incremento cronológico del número de especies de plagas resistentes a pesticidas

2

Ecología de poblaciones como base teórica para el control biológico

Bases teóricas del control biológico

La dinámica de poblaciones se refiere al desarrollo de las poblaciones de plagas en el tiempo y en su ambiente en relación con los factores que regulan este desarrollo. El estudio del desarrollo de la población de una plaga es una parte importante de la ecología de la plaga, cuyo conocimiento resulta esencial para el diseño de sistemas de manejo de plagas que se basan en la manipulación de los factores de mortalidad. Por medio de la identificación y análisis de los factores relevantes de la mortalidad, se analiza tanto el tiempo pronosticado como el tiempo verdadero necesario para el desarrollo de la población.

La manipulación temporal y espacial de las poblaciones de plagas es la clave para una exitosa regulación y contención de los daños causados por plagas. La habilidad de pronosticar los daños que pueda ocasionar una plaga en un futuro cercano, con base en una estimación de densidad de población y su correspondiente relación con el grado de daño, depende de una mejor comprensión de la dinámica poblacional de la plaga. Existen diversas definiciones del concepto de dinámica (o ecología) de poblaciones. Clark (1979) señala que la dinámica de poblaciones es el estudio de acontecimientos y procesos que determinan la distribución, abundancia y persistencia de una población específica, y en el control de plagas la actividad principal consiste en limitar el tamaño de las poblaciones, mediante la reducción de la densidad de éstas a niveles tolerables. Además, la toma de decisiones respecto de la aplicación de medidas preventivas debe basarse en la relación entre la abundancia de una población y el subsiguiente daño que causa esa plaga a la que se le permitió alimentarse durante un periodo determinado.

El incremento de las poblaciones es causado por la reproducción e inmigración; y la disminución se relaciona con la mortalidad y emigración. La dinámica de poblaciones es el estudio y la interpretación de los cambios en las poblaciones, cambios que pueden variar de acuerdo con las diferentes causas de mortalidad o

reproducción. La tasa de incremento o disminución puede o no depender de la densidad de la población.

Un estado de equilibrio estable se desarrolla si existe una tendencia de incremento bajo condiciones de baja densidad de población y de disminución, si la densidad de población es relativamente alta. Un proceso dependiente de la densidad tiene tendencia a corregir cambios en la población alrededor del punto de equilibrio.

Una curva de crecimiento ideal es exponencial e incrementa rápidamente con el tiempo. La curva de crecimiento real es una curva logística. El número de individuos en la próxima generación (N_1) lo determina la presente generación (N_0) y la tasa de reproducción R . En general, $N_1 = N_0 - R$ ó $N_t = N_0 R^t$.

La diferencia entre la densidad predicha y la población real se debe a fuerzas existentes en el biotipo, una resistencia ambiental. Esta resistencia se denomina el *valor k* (*k value*). El valor k es el log del número de individuos que no se realizaron y aumenta al incrementarse la densidad de población en procesos dependientes de la densidad.

Si se considera la tasa de sobrevivencia durante una generación, los números de las siguientes generaciones son:

$$N_{t+1} = N_t - RS, \text{ si se considera que:}$$

R = tasa de reproducción

S = tasa de sobrevivencia de la generación

N = número de individuos

t = una generación

Transformando: $\log N_{t+1} = \log N_t + \log R + \log S$

El número de individuos en generaciones consecutivas es igual si $\log R = -\log S$.

Como el valor de $k = -\log S$, este equilibrio estable se alcanza cuando $\log R =$ valor k . Si, por ejemplo, $R=100$, $\log R = 2$. Si el valor $k = 2$, entonces éste es el equilibrio de la población.

Factores dependientes de la densidad (generalmente bióticos) actúan de acuerdo con cambios en el tamaño de la población. *Factores independientes de la densidad* (generalmente abióticos como las condiciones meteorológicas) también son muy importantes como factores de mortalidad, pero no actúan en relación con el tamaño de la población. Por tanto, al predecir *los niveles de equilibrio de las poblaciones*, se resta el total de todos los factores de mortalidad, independientes de la densidad de la fertilidad potencial de la población (número potencial de descendientes por individuo).

En las dinámicas de las poblaciones se estudian las causas de los cambios de tamaño de población en relación con factores externos, como factores de mortalidad bióticos y abióticos. Podrían estudiarse los factores de mortalidad durante la vida de un insecto en sus diversas fases; así mismo, la mortalidad de huevos, larvas y pupas, además la mortalidad de adultos. Este juego de datos de tamaños de poblaciones durante esos estadios se denomina una *tabla de vida*. La construcción de una tabla de vida no es una labor sencilla, y menos aun bajo condiciones tropicales, donde la estabilidad de la temperatura durante el año permite un gran traslape de generaciones o estadios de una plaga. Una tabla es un *itinerario* de vida, es decir, un recuento de la mortalidad que se presenta en cada edad del insecto. Por ejemplo, si se toman mil huevos de una mosca, debe medirse cuántos sobreviven hasta la etapa

larval, cuántas de estas larvas alcanzan la etapa pupal y cuántas pupas se convierten en adultos. Pero, además, deben registrarse las causas o factores de mortalidad en cada etapa, justamente para identificar los factores claves, entre ellos, por lo general, los enemigos naturales ocupan un papel primario. Puede subdividirse la mortalidad total de una generación K en los valores k para los diferentes estadios.

$$K = k_0 + k_1 \dots k_n$$

La tabla 2.1 muestra un ejemplo de tabla de vida de insectos.

Tabla 2.1 Vida de insectos

Estadio	Número estimado	Tasa de sobrevivencia	Número log	Valor de k
Huevos	10.000	0,05	4,00	$1,31 = k_1$
Larvas	500	0,02	2,69	$0,69 = k_2$
Pupas	100	0,25	2,00	$0,60 = k_3$
Adultos	25		1,40	

Entonces, tenemos:

- Total supervivencia de la generación: $25/10.000 = 0,0025$.
- Total de mortalidad de la generación: $K = 4 - 1,40 = k_1 + k_2 + k_3 = 2,6$.
- La diferencia entre el número potencial de huevos y el número de huevos encontrados actualmente es k_0 .
 - $k_0 = \log (\text{número potencial de huevos}) - \log (\text{número actual de huevos})$, donde $\log (\text{número potencial de huevos}_{t+1}) = \log (\text{fertilidad máxima/individuo})$. Esto se determina en pruebas de laboratorio.
 - El valor de k que más contribuye a la mortalidad total se denomina el factor clave (*key factor*), porque éste resulta clave para determinar cambios en el patrón de la mortalidad total.

Una característica de las poblaciones, fundamental para el control biológico, es su tamaño o densidad, o sea, el número de individuos por unidad de área. La densidad comúnmente fluctúa en el tiempo, en ciclos regulares o irregulares, pero mantiene un punto de equilibrio, una densidad promedio o típica. Si las fluctuaciones de la población no son muy exageradas y se presentan de manera más o menos regular, se dice que la población exhibe *estabilidad*. Entonces con el control biológico se pretende lograr dos objetivos: bajar el *punto de equilibrio de la plaga* y aumentar la estabilidad del sistema enemigo natural-plaga.

Si se grafica el tamaño de una población a lo largo del tiempo, se obtienen varios tipos de curvas. Lógicamente, toda población muestra fluctuaciones en torno a un promedio, pero esto no dice mucho. Lo que sí resulta clave es la regularidad con que se presentan las fluctuaciones en la densidad. Si se perciben ciclos más o menos regulares, se dice que la población es dependiente de la densidad, o sea, que su densidad en un momento depende de la densidad previa y, además, podría predecirse la densidad futura. Por el contrario, en ausencia de ciclos regulares, se dice que la población es independiente de la densidad, es decir, que la densidad en

un momento dado no depende de la densidad previa y no podría pronosticarse su dinámica futura.

Muchos factores influyen en el desarrollo de la población de la plaga, pero sólo un número limitado resulta decisivo en un caso dado. Los factores dependientes de la densidad más importantes son:

- Competencia por alimento.
- Competencia por espacio en el hábitat.
- Comportamiento agresivo causado por alta densidad en la población.
- Depredación y parasitismo.
- Epizootias (epidemias de enfermedades).
- Migración.

Como factores independientes de la densidad se destacan:

- Temperatura.
- Cantidad de precipitación.
- Intensidad de precipitación.
- Naturaleza de la precipitación (por ejemplo, lluvia, granizo, nieve).
- Radiación solar.
- Humedad relativa dentro del hábitat.

En la naturaleza, las fluctuaciones de una población obedecen a una mezcla de ambos factores. Los factores dependientes de la densidad son de carácter biológico o biótico (como la depredación, el parasitismo y la competencia), en tanto que los independientes de la densidad corresponden a los físicos o abióticos (como temperatura, precipitación, humedad, viento, etc.). Sin embargo, desde la perspectiva del control biológico, existe una diferencia fundamental entre ambos tipos de factores.

Así, aunque los factores abióticos pueden tener efectos significativos sobre los insectos, sólo los bióticos tienen la capacidad de *regular* sus poblaciones. Regular significa que las poblaciones del insecto, al ser diezmadas por un parasitoide, por ejemplo, disminuyen a tal punto que, por escasez de alimento, la población del parasitoide también declina (véase figura 2.1). Es decir, ambos factores son interdependientes y tienen un efecto recíproco. En pocas palabras, bajo condiciones de campo el hombre sólo puede manipular los factores bióticos, y esto es justamente lo que intenta el control biológico.

Los factores de mortalidad dependientes de la densidad son aquellos que tienen un efecto facultativo, mientras los factores de mortalidad independientes de la densidad tienen un efecto catastrófico. Un factor de mortalidad dependiente de la densidad es aquel que causa grados de mortalidad variables en una población particular, y en el que el grado de mortalidad causado es una función relacionada, por ejemplo, con la densidad de la población afectada y típicamente puede involucrar un efecto retardado (engranado con la densidad, retrorregulado, autorregulado, o autolimitante), como sucede con la mayor parte de los agentes de control biológico.

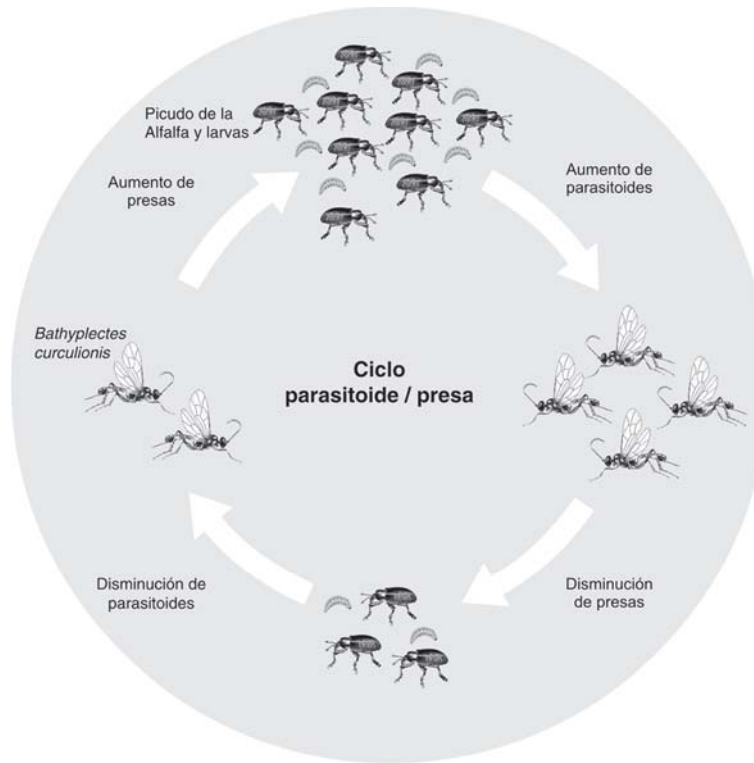


Figura 2.1 Ciclo típico de un parasitoide/huésped demostrando interdependencia poblacional

Modelos para el estudio de poblaciones

Un método para estudiar las poblaciones lo constituye el uso de modelos matemáticos que incorporan variables como la tasa de reproducción y la tasa de ataque de un parasitoide. Con modelos se puede simular el mundo real, con solo variar algunos valores y obtener así predicciones útiles para el control biológico de una plaga. Sin embargo, por sofisticados que sean, nunca reflejan la complejidad real del mundo natural.

En los años veinte, A. J. Lotka (1925) y V. Volterra (1926) diseñaron modelos matemáticos que representaran la interacción parasitoide/hospedero y depredador/presa. Este fue el primer intento de representar matemáticamente un modelo de población que llegara a un balance cíclico con un promedio (característico) de la media de la densidad de población, con el fin de lograr un equilibrio dinámico. La curva de Lotka-Volterra asume que la destrucción de la presa es una función no sólo del número de los enemigos naturales, sino también de la densidad de la presa, por ejemplo, en relación con el chance de encuentro de la presa con sus enemigos. Se

predijo que las poblaciones de la presa y del depredador fluctuarían de una manera regular (Volterra llamó a esto *ley de ciclos periódicos*). El modelo de Lotka-Volterra representa una sobresimplificación de la realidad, ya que estas curvas se derivan de un cálculo infinitesimal porque en la naturaleza la asociación rara vez es continua en el transcurso del tiempo (ya que los ciclos de vida son finitos).

Según algunos modelos muy difundidos, puede lograrse un punto de equilibrio bajo y estable con el uso de enemigos especialistas, los cuales pueden incrementar su densidad rápidamente cuando la población de la plaga aumenta. Aunque en general esto es correcto, recién algunos autores cuestionaron esta conclusión. En primer lugar, existen ejemplos en los que enemigos generalistas, como muchos depredadores, han jugado un papel importante en el control de ciertas plagas. En segundo lugar, ciertos casos de control biológico eficaz no tienen relación con un equilibrio, y más bien pareciera que en algunas oportunidades los parasitoides eficaces son capaces de causar la extinción local de una plaga; la plaga sobrevive en el área porque siempre queda una población pequeña, residual, escondida. En este caso, lo deseable sería un parasitoide capaz de localizar rápidamente las poblaciones escondidas, antes de que aumenten demasiado y se escapen de su control.

El entomólogo australiano A. J. Nicholson fue uno de los primeros proponentes del concepto de factores de mortalidad dependientes de la densidad. Él argumentó que la mortalidad dependiente de la densidad jugaba un papel clave en la regulación de las poblaciones de las presas. Ésta es la esencia de la teoría llamada *balance de la naturaleza*, la cual implicaba un balance estático alrededor de una densidad de equilibrio media (característica) con oscilaciones recíprocas (retroalimentación) de la densidad respecto a esas medias. Nicholson y V. A. Bailey (1935) propusieron un modelo de población que incorporaba un “efecto retardado”. Esto resulta particularmente apropiado para los parasitoides en los cuales los efectos del ataque de la población (oviposición) pueden no evidenciarse hasta que el parasitoide completa su desarrollo inmaduro y emerge como adulto (matando al hospedero).

La teoría y práctica del control biológico que se aplicó en California gira alrededor de esta suposición. Sin embargo, otros sostuvieron un punto de vista contrario sobre la naturaleza de los factores que regulan la mortalidad de las poblaciones, especialmente W. R. Thompson, un investigador canadiense quien sostuvo que las suposiciones de Nicholson, y quienes pensaban como él, no eran realistas y no ocurren en la naturaleza ya que, por ejemplo, el papel regulador de los denominados factores dependientes de la densidad eran en gran parte un mito. Para Thompson, el medio ambiente nunca se mantiene de forma continua favorable o desfavorable para cualquier especie. Si fuera el caso, tal población inevitablemente se volvería infinita o disminuiría hasta la extinción. Él sostenía que era más correcto decir que las poblaciones siempre estaban en un estado de “equilibrio dinámico” con su medio ambiente.

H. G. Andrewartha y L. C. Birch lideraron la propuesta del concepto de que las poblaciones podían ser, y a menudo son, reguladas por factores abióticos. Estos argumentos se volvieron muy acalorados a mediados de los años cincuenta y comienzos de los sesenta. Mucha de la confusión y controversia en relación con los mecanismos de regulación de la población partía de una base inadecuada de datos.

Gran parte de la teoría inicial se desarrolló de manera deductiva a partir de experimentos controlados de laboratorio o de observaciones fragmentarias de campo. Esto resultó en una tendencia a la sobresimplificación y al desarrollo de modelos que a menudo no reflejaban la realidad biológica. Los avances rápidos en ecología teórica, especialmente en el área de ecología de poblaciones, sólo ocurrieron con la llegada de los computadores de alta velocidad y el refinamiento de la teoría estadística.

¿Cómo detectar si existe dependencia de la densidad? Un método consiste en estudiar una población durante un periodo extenso y tratar de correlacionar los cambios observados con ciertos factores ambientales. Otra posibilidad es provocar una perturbación que aumente o disminuya la población y determinar si ésta regresa a un punto de equilibrio. Este método resulta bastante confiable, pero no revela cuál es el factor específico que regula la población, lo cual sería importante desde el punto de vista práctico. Para lograr esto se recurre a la construcción de una tabla de vida, la cual permite discernir los *factores claves*, como se explica antes.

La prueba final para un modelo de población la constituye su utilidad para predecir (generación tras generación) los cambios en la abundancia o para explicar por qué ocurren cambios cuando las poblaciones llegan a determinadas densidades. Como consecuencia de los avances recientes en la comprensión de la dinámica de poblaciones se llegó a la aceptación casi universal (entre los ecólogos) de la propuesta de que el crecimiento de la población se engrana con la densidad de la población. Las diferencias en la importancia relativa de los factores de mortalidad dependientes e independientes de la densidad varían en diferentes medioambientes, por ejemplo, el papel de los componentes bióticos tiende a ser mayor en ambientes más estables o benignos, como es el caso de ecosistemas tropicales.

A menudo se piensa en las interacciones entre individuos, aun dentro de especies, sólo como negativas, pero las interacciones pueden ser positivas (incluso entre especies), por ejemplo, la cooperación entre especies como defensa contra depredadores. Las interacciones entre especies pueden ser muy complejas incluso si se consideran sólo dos especies. Cada especie puede afectar el medio ambiente de otra, bien sea de manera positiva (+), negativa (-) o no tener efecto (0). Las principales categorías incluyen: mutualismo (++), comensalismo (+0), relación depredador/presa (+-), competencia (- -), y amensalismo (-0).

Desde el punto de vista de la colonización de hábitats pueden considerarse dos tipos de insectos:

- Los buenos colonizadores, por ejemplo las especies de malezas, con alto potencial (capacidad) reproductivo, adaptable e invasor, que se dispersan fácilmente, llamados *estrategas-r*.
- Los buenos competidores tienen alta supervivencia, exhiben poblaciones estables, explotan ambientes estables y ganan en la competencia; se denominan *estrategas-K*.

La mayoría de las plagas (los áfidos y en general los insectos fitófagos) de los cultivos son *estrategas-r*. Los enemigos naturales, por ejemplo, los parásitos y depredadores son principalmente *estrategas-K*. Se dice que ésta es una de las razones de la alta proporción de fracasos en control biológico clásico asociados con la introducción de enemigos naturales exóticos.

El equilibrio (en el número de especies presentes en un agroecosistema) ocurre donde se interceptan las curvas de las tasas de inmigración y de extinción. Estas curvas se construyen para explicar la pérdida de fauna en islas, pero su paralelo con lo que sucede con la colonización y extinción de especies de los insectos en agroecosistemas resulta interesante. Supuestamente en un agroecosistema se alcanza un equilibrio de especies dependiendo del número de especies invasoras, lo que a la vez resulta de la distancia de la fuente de invasores, el atractivo del cultivo y las tasas de extinción determinadas por los factores de mortalidad.

Es necesario enfatizar en que existen muchos factores que influyen sobre la abundancia de una determinada especie, pero en general sólo unos pocos revisten una importancia decisiva. Gracias a este hecho, la investigación ecológica resulta razonable y factible como base para el manejo de plagas. Un enemigo natural de una plaga dada podría influir de tal forma en la población de la misma; de manera que muchos otros factores perderían importancia en la dinámica poblacional de dicha plaga, tendencia que se obtiene al estudiar la tabla de vida de la población. Al planificar la investigación ecológica aplicada para el control de plagas (en particular, sobre la dinámica poblacional) es necesario que los planteamientos y métodos diseñados, aparte de servir para una mejor comprensión de la dinámica poblacional de las plagas, apunten también directamente a mejorar la regulación de las plagas en el sistema.

De los estudios sobre la dinámica de poblaciones se desprende información de valor práctico inmediato, por ejemplo, la indicación de fechas de emergencia y duración de estadios de importancia económica para el control, el grado de daño del cultivo en relación con la densidad de la plaga, el pronóstico de densidades de poblaciones de plagas con base en el índice de tendencias poblacionales y de los aspectos claves para la toma de decisiones de manejo.

El hecho de determinar la presencia y el tamaño de la población de una plaga sólo reviste importancia si dichos datos se interpretan en relación con el daño que causa dicha plaga y las tendencias futuras. Es importante predecir el tamaño de la población futura y apreciar los daños que pueda causar. El índice poblacional, mediante el desarrollo de umbrales económicos, se determina por medio de estudios sistemáticos, que correlacionen la densidad poblacional de la plaga con el daño correspondiente. No existen atajos que conduzcan rápidamente a umbrales económicos confiables. Su determinación exige una larga fase de experimentación y acumulación de experiencias, pues con mucha frecuencia se fijan umbrales económicos con base en estimaciones arbitrarias (conjeturas informadas). La predicción de futuras tendencias poblacionales es algo arriesgado, si no se dispone de un fundamento adecuado y firme, obtenido gracias a estudios a largo plazo, repetidos en distintos lugares. En el mejor de los casos, se podría extrapolar la influencia de los factores físicos, la multiplicidad de los factores bióticos sería difícil de cuantificar. Con frecuencia conviene usar el análisis de los factores claves para la predicción. Deben determinarse cuantitativa y cualitativamente todas las interacciones de los factores bióticos y abióticos.

Evidentemente, en vista de que falta una mejor interpretación de los datos relativos a la densidad poblacional, la utilidad de la vigilancia se limita para los sis-

temas de alarma. A lo sumo, las acciones de vigilancia permiten determinar el tipo de plaga y la cantidad de individuos presentes, pero sin proporcionar información respecto de *qué cantidad* es significativa en relación con el daño para, por último, tomar una decisión. Los programas regionales o nacionales de servicios de vigilancia y alerta resultan más significativos y útiles si se comprende el intrincado patrón de las relaciones ecológicas que condicionan la abundancia de las plagas. De todo lo expuesto aquí, resulta obvio que una mejor comprensión del fenómeno de por qué “existen plagas”, se fundamenta en estudios intensivos sobre la dinámica poblacional de las mismas, y puede conducir a que las decisiones se tomen sobre una base menos arriesgada y más segura.

3

Plagas y otros agentes nocivos

Conceptos bioeconómicos

En el contexto agrícola se denomina *plaga* a cualquier organismo que a determinado nivel de población o inóculo compite y causa daño económico sobre una especie animal o vegetal en cualquiera de las etapas de establecimiento, desarrollo o producción, o en el manejo posterior que el hombre hace de ella para su beneficio, por ejemplo, en la poscosecha.

La evaluación de la pérdida de cosechas y el establecimiento de los umbrales económicos de las poblaciones de plagas son dos elementos estrechamente vinculados entre sí, ya que ambos tratan de la relación entre la abundancia de una población plaga y el daño que causan estos insectos en el cultivo. El concepto del umbral en la protección vegetal es un enfoque teórico muy importante del proceso de toma de decisiones. A pesar de sus limitaciones, este concepto suministra una base práctica para métodos del manejo de plagas.

El concepto del umbral lo desarrollaron entomólogos y ahora lo emplean todas las disciplinas en la protección y producción vegetal. Un umbral se expresa como la densidad de la población o el nivel de la infestación; esta densidad o este nivel significan un punto importante en el desarrollo del cultivo en relación con el desarrollo de la plaga. El significado de los diferentes umbrales se explica en las definiciones correspondientes. De todas maneras, los umbrales dicen cuál nivel de infestación de una plaga se puede aceptar en un momento dado del desarrollo del cultivo, y cuál densidad de la población supuestamente causa daño y cuál no. Por ello, es necesario definir qué es *daño*.

Todo aquello que los insectos puedan ocasionar a una planta se llama *herida* o *lesión*. Los insectos pueden perforar las hojas, taladrar los tallos, destruir las raíces, succionar las células, infectar las plantas con virus, etc. Todos estos síntomas pueden ser más o menos graves. Cuando la herida es tan grave que induce a una reducción de la cosecha respecto a la cantidad o calidad, entonces la herida se convierte en un daño. Por tanto, el daño es una reducción de la cosecha potencial en cuanto

a la calidad o cantidad. La *cosecha potencial* es aquella que se hubiera obtenido en ausencia de la plaga.

Las consecuencias económicas del daño se llaman *pérdidas*. El daño puede ser alto, pero cuando el precio para el productor es bajo, entonces la pérdida expresada en términos económicos es limitada. En una cosecha de precio alto un daño pequeño puede resultar en una pérdida enorme, porque cada unidad perdida de la cosecha representa mucho dinero. En consecuencia, el precio de la cosecha es un factor importante para establecer si cierto grado de heridas causa una pérdida. Dependiendo del cultivo, el estado de crecimiento de este cultivo y de la situación en el mercado, existe una determinada cantidad de heridas que la planta o el agricultor pueden tolerar antes de que resulten en daños.

El *umbral de daño* es la densidad de la población que causa una pérdida equivalente a los costos del control. De esta definición de umbral de daño, se torna evidente que un tratamiento de control aplicado en ese momento sería demasiado tarde para prevenir cualquier daño. Por ello, se necesita otro umbral para disparar una acción a tiempo para prevenir un daño futuro.

El *umbral de control* constituye aquella densidad de la población que tiene que ser controlada para prevenir que la población que está en aumento alcance el umbral de daño.

La *posición general de equilibrio* representa la densidad promedio de una población en un periodo de tiempo (largo) en ausencia de cambios ambientales permanentes.

La figura 3.1 muestra la relación entre el tamaño de la población, la posición de equilibrio y los umbrales de control y de daño.

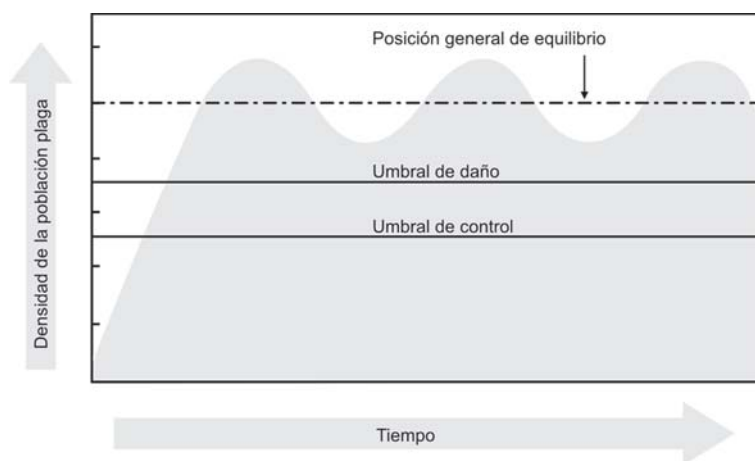


Figura 3.1 Relaciones entre tamaño de la población, posición general de equilibrio, umbral de control y umbral de daño

¿Cómo se determinan los umbrales?

Un enfoque para determinar los umbrales puede ser de tipo empírico, basado en datos de la dinámica poblacional (el periodo de inoculación o periodo latente igual el periodo de generación) y en datos de umbrales de daños económicos. El umbral de control está, por lo menos, una generación adelantado respecto a la fecha en la cual la curva del progreso del crecimiento de la plaga probablemente exceda el umbral de daño económico.

Tipos de plagas

Existen varias clases de plagas:

- Especies no plagas.
- Plagas ocasionales.
- Plagas constantes.
- Plagas severas.

Causas de aparición de una plaga

Entre las causas de aparición de una plaga, se encuentran:

- Cambios o simplificación de un ecosistema para transformarlo en un monocultivo.
- Transporte de una especie de un área en donde el organismo forma parte de un ecosistema balanceado a otro ecosistema o área donde no existe.
- Establecimiento, por diferentes razones, de umbrales económicos cada vez más bajos en los que la tolerancia de plagas es cada vez menor.

La severidad de una plaga depende de la biología oportunista de la especie para adaptarse al ambiente, el tipo de manejo del agroecosistema y las condiciones ambientales. Aunque para el control biológico es importante comprender la biología de la plaga, es más relevante entender por qué un organismo se transforma en plaga y por qué el agroecosistema es tan vulnerable a la invasión de plagas. En muchos casos la respuesta está en el hecho de que en el agroecosistema existe una baja diversidad vegetal y escasa abundancia de un complejo de enemigos naturales.

La simplificación de los agroecosistemas, comparados con los ecosistemas naturales, se considera como uno de los factores de mayor importancia de causa de aparición de plagas. De esta causa primaria se derivan otras, que no por eso son menos importantes. La agricultura implica la simplificación de la biodiversidad y ésta alcanza una forma extrema en los monocultivos; los ambientes simplificados ofrecen, a la vez, un hábitat altamente favorable para el desarrollo de plagas y desfavorable para los enemigos naturales de éstas. El uso de pesticidas y fertilizantes químicos en monocultivos lleva implícito la modificación de determinados factores y hace que algunos mecanismos naturales dejen de funcionar, contribuyendo al espiral negativo de los pesticidas (véase figura 3.2). Para que se entiendan bien las relaciones entre práctica de cultivo, factor modificado y mecanismo de regulación

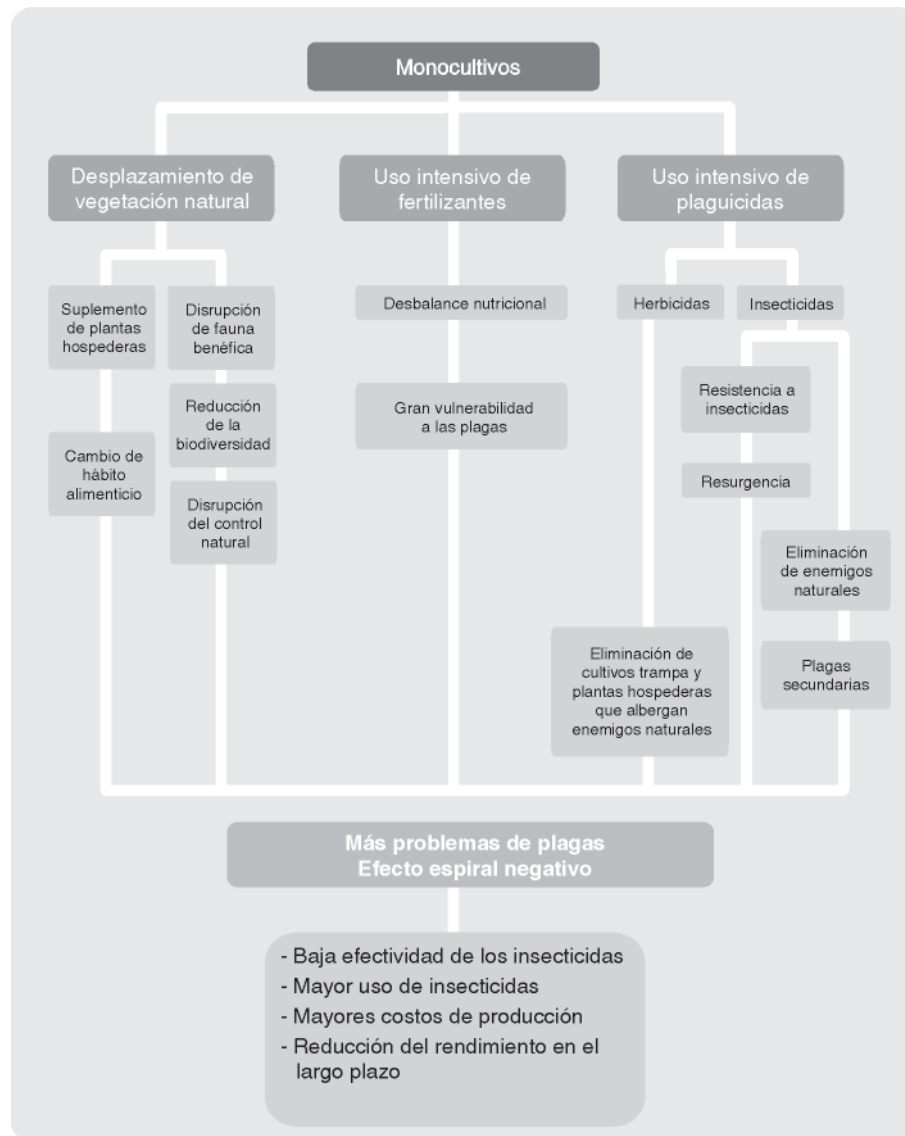


Figura 3.2 Factores inherentes al monocultivo que conllevan a un incremento de los problemas de plagas en sistemas agrícolas

natural, en el caso de un insecto plaga, si se analiza la interacción de competencia, puede verse que el recurso alimento (el cultivo) se encuentra disponible en grandes cantidades. El tiempo de búsqueda del alimento por las plagas es menor; por tanto, el peligro de encuentro con depredadores o parasitoides también disminuye y las poblaciones de los organismos para los cuales ese recurso es esencial experimentan un aumento en su tasa de crecimiento.

Otro mecanismo de regulación que deja de funcionar en los monocultivos es el control biológico. Los monocultivos son ambientes en los que resulta difícil inducir un control biológico eficiente, porque estos sistemas no poseen los recursos adecuados para la actuación efectiva de los enemigos naturales. El desplazamiento de la vegetación natural que tiene lugar cuando se implanta el monocultivo provoca la destrucción del hábitat natural de la fauna benéfica, con la reducción consiguiente de sus fuentes de alimento y de su reproducción. Con la disminución de la diversidad ocurre una disrupción del control natural y de otras funciones que realizan los artrópodos benéficos, como la polinización y el reciclaje de nutrientes.

La consecuencia inmediata del aumento de las poblaciones de los organismos plagas es la aplicación de una medida de control de respuesta rápida, generalmente de naturaleza química. La aplicación de plaguicidas puede tener mayor impacto sobre los enemigos naturales que sobre las plagas, por su mayor susceptibilidad. Por esto, las poblaciones de enemigos naturales, de por sí bajas en los sistemas monocultivos, se tornan aun más exiguas después de cada aplicación. Este hecho causa la resurgencia de plagas y la aparición de plagas secundarias inducidas.

Además del daño directo de los insecticidas a las poblaciones de enemigos naturales, la necesidad que la mecanización plantea de mantener los campos de cultivo libres de malezas lleva al incremento del uso de herbicidas, lo que reduce aun más el hábitat de los depredadores y parasitoides, al destruir los sitios de refugio y de alimentación de estos enemigos naturales. Entre los organismos benéficos que pueden afectarse por las aplicaciones de herbicidas y plaguicidas en general están los que forman parte de la población microbiana del suelo, cuya disminución puede provocar impactos negativos impredecibles sobre la sanidad de las plantas.

Otra circunstancia que contribuye a que un organismo nocivo se convierta en plaga es el uso intensivo de fertilizantes inorgánicos. La aplicación indiscriminada de fertilizantes provoca un desbalance nutricional en los tejidos de las plantas y las hace más vulnerables.

Tipo de organismos a controlar por medios biológicos

El control biológico se usó por primera vez para controlar insectos, ácaros y malezas (DeBach, 1964; Huffaker y Messenger, 1976; Clausen, 1978; Waterhouse y Norris, 1987; Cameron *et al.*, 1989; Julien, 1992). Pero posteriormente la aplicación del método fue más abierta y otros animales, vertebrados e invertebrados se consideraron elementos de control biológico (Cook y Baker, 1983; Campbell, 1989; Madeiros, 1990; Madsen, 1990; Singleton y McCallum, 1990; Stirling, 1991).

Insectos

Los insectos plaga son el tipo de organismo más común en que se ha empleado el control biológico (Laing y Hamai, 1976). Cerca de 543 de insectos alrededor del mundo se han controlado por medio de más o menos 1.200 programas de introducciones de control biológico (Greathead y Greathead, 1992) y muchos se han realizado por medio de programas de conservación y aumentación de enemigos naturales. Estos programas han incluido el control de insectos plagas pertenecientes a los órdenes más importantes de herbívoros, como: *Homoptera*, *Diptera*, *Hymenoptera*, *Coleoptera*, *Lepidoptera*, así como de otros grupos. *Homoptera* ha sido el orden contra el cual el control biológico mediante introducciones de enemigos naturales ha sido más exitoso (Greathead, 1986).

Este patrón de éxito de control biológico se debe a la alta frecuencia con la que escamas, áfidos y moscas blancas se mueven internacionalmente por medio del comercio de plantas (por su tamaño pequeño y la dificultad para ser observados). El gran número de especies en esos grupos que son plagas importantes en muchos cultivos y la gran diversidad de parasitoides y depredadores que poseen, constituyen factores significativos para mantener las densidades de estos insectos por debajo del umbral de daño.

Ácaros

Varias familias de ácaros han sido objeto de los esfuerzos del control biológico. Éstas incluyen ácaros del polvo (*rust mites*) de la familia Europhyidae (Gruys, 1982; Abou-Awad y El-Banhaway, 1986), ácaros de la familia Tarsonemidae (Huffaker y Kennett, 1959) y los más conocidos como la arañita roja y otras plagas de la familia *Tetranychidae* (McMurtry, J. A., 1982).

Las principales acciones incluyen la introducción de ácaros depredadores principalmente *Phytoseidae* y de generalistas como *Coccinellidae*, conservación de ácaros depredadores nativos y liberaciones aumentativas de ácaros depredadores criados en laboratorios (McMurtry, J. A., 1982).

Otros invertebrados

Después de los insectos y los ácaros, los caracoles son el grupo de invertebrados contra el cual los programas de control biológico dirigen su atención. La preocupación con los caracoles ha sido principalmente por su actividad como herbívoros, porque causan daño a los cultivos, o por su importancia médica, ya que son hospederos intermediarios de patógenos que causan enfermedades a los humanos y animales domésticos.

Entre las plagas de cultivos, la principal preocupación ha sido con las especies comestibles como (*the giant African snail*) *Achatina fulica* Bowdich, la cual en muchas zonas se utiliza como alimento (Waterhouse y Norris, 1987).

De los caracoles de importancia médica se distinguen principalmente aquellos que son hospederos intermediarios de esquistosomiasis (*schistosomiasis*) (Greathead, 1980; Pointer y McCullough, 1989; Madsen, 1990).

Los esfuerzos de control biológico contra otros tipos de invertebrados han sido escasos. Clausen (1978) menciona la introducción de un parasitoide de huevos de la araña venenosa *Latrodectus mactans* (Araneae: Theridiidae) en Hawai. Además la mosca parasítica *Pelidnoptera nigripennis* (Diptera: Sciomyzidae) se importó a Australia para liberarla y controlar la especie de milpiés *Ommatoiulus moreletti* (Diplopoda, orden: Julida, familia: Julidae) (Bailey, 1989).

Malezas

Plantas de diferentes grupos taxonómicos se han convertido en malezas en una gran variedad de hábitats, incluyendo bosques, áreas agrícolas y ecosistemas nativos terrestres y acuáticos.

Por lo menos 116 especies de plantas en 34 familias han tenido control biológico (véase tabla 3.1), por medio de la introducción de herbívoros invertebrados o patógenos de plantas (Julien, 1992). Cerca del 47% de las especies de malezas estudiadas incluyen tres familias: Asteraceae, Cactaceae y Mimosaceae. Otras familias, sin embargo, contienen especies individuales de gran importancia económica y han sido también el foco de esfuerzos intensos, dentro de ellas están: Clusiaceae (*Hypericum perforatum*, St John's wort), Salviniaceae (*Salvinia molesta*, water fern) y Verbenaceae (*Lantana camara*, Lantana). El control biológico no ha sido comúnmente aplicado en pastos, sin embargo, existen algunas posibilidades para el control biológico de algunas especies de pastos que se consideran malezas.

Tabla 3.1 Rango taxonómico de malezas contra las cuales el control biológico ha intentado trabajar mediante la introducción de herbívoros invertebrados

Familia de la planta	Número de especies de malezas	Familia de la planta	Número de especies de malezas
Amaranthaceae	1	Hydrocharitaceae	1
Anacardiaceae	1	Lamiaceae	1
Araceae	1	Loranthaceae	1
Asclepiadaceae	1	Malvaceae	2
Asteraceae	32	Melastomataceae	2
Boraginaceae	2	Mimosaceae	9
Cactaceae	22	Myricaceae	1
Caesalpiniaceae	1	Passifloraceae	1
Caryophyllaceae	1	Polygonaceae	3
Clusiaceae	2	Pontederiaceae	1
Chenopodiaceae	2	Proteaceae	2
Convolvulaceae	1	Rosaceae	4
Cuscutaceae	4	Salviniaceae	1
Cyperaceae	1	Scrophulariaceae	3
Ehretiaceae	1	Solanaceae	1
Euphorbiaceae	2	Verbenaceae	2
Fabaceae	4	Zygophyllaceae	2

Enfermedades de plantas

Organismos antagónicos se han usado para prevenir y suprimir algunas enfermedades de plantas. Muchos patógenos de plantas son potencialmente afectados por agentes de control biológico (Cook y Baker, 1983; Campbell, 1989). Ejemplos de patógenos de plantas contra las cuales los antagonistas se han dirigido incluyen: especies de *Agrobacterium*, *Fusarium*, *Heterbasidion*, *Phytlum*, *Erwinia*, *Pseudomonas*, *Sclerotinia*, *Rhizoctonia* y *Cryphonectria* (Schroth y Hancock, 1985; Campbell, 1989). Lindow (1985) discute antagonistas para controlar patógenos foliares, entre los cuales se destaca el género *Trichoderma*.

Vertebrados

Poblaciones silvestres de vertebrados, como ratas, cerdos, cabras, ovejas, conejos y otros, son plagas importantes en algunas regiones, especialmente en praderas, bosques y áreas naturales de conservación. Muchas de estas especies, sin embargo, son deseables en otros contextos.

Los esfuerzos de control biológico dirigidos a vertebrados deben usar agentes suficientemente específicos para proteger otros vertebrados y evitar problemas mayores. Tales proyectos pueden llevarse a cabo sólo en localidades donde el conflicto entre la necesidad de controlar las poblaciones silvestres y de proteger poblaciones domésticas de la misma especie no exista, o donde los esfuerzos para llevar a cabo un programa de control biológico hayan sido juzgados positivamente.

Los métodos de control biológico de vertebrados incluyen la introducción de patógenos con un rango de hospederos estrecho, por ejemplo, el uso de patógenos de vertebrados genéticamente modificados, como el virus de la mixomatosis de conejos. Este virus infecta las hembras, las cuales desarrollan anticuerpos contra el esperma de su propia especie, previniendo así la reproducción (Decker, 1992; Barlow, 1994). Otro método incluye la modificación de hábitats para incrementar depredadores nativos, como el uso de perchas para aves de rapiña.

Consideraciones en la aplicación del control biológico

Los factores que se consideran para la implementación del control biológico son los mismos que para cualquier método de control, y se relacionan con la interacción entre la densidad de la población de la plaga, el daño que causa y el sistema de producción. Sin embargo, un prerrequisito indispensable en un programa de control biológico lo constituye la correcta identificación de la plaga. Los demás factores son:

- El umbral económico de la plaga.
- La magnitud de las pérdidas.
- El valor de la cosecha (en términos monetarios, ecológicos y sociales).

Cuando se considera un problema de plagas en relación con el control biológico, debe determinarse si se trata de una plaga que puede aceptarse en bajas densidades, porque éste es el objetivo del control biológico clásico, no la eliminación completa de la plaga.

4

Enemigos naturales

Pese a la amplia gama de organismos reportados en su acción como controladores naturales de insectos plaga, malezas o enfermedades, desde el punto de vista del control biológico convencional, los organismos que se usan como agentes de control biológico se clasifican en cuatro categorías: parasitoides, depredadores, patógenos y antagonistas.

Características deseables de los enemigos naturales

Los atributos que deben cumplir tanto los parasitoides como los depredadores incluyen:

- Ser fáciles de criar en laboratorio y poder sobrevivir bajo condiciones de campo.
- Tener alta capacidad de búsqueda (poder localizar el huésped o la presa) y congregarse en áreas con alta densidad de la plaga, de forma que la población de la plaga se disminuya a niveles que no cause daño.
- Ser específico y sincrónico con el ciclo de vida de la plaga, con el propósito de mantener un efecto de supresión eficaz.
- En la etapa inicial destruir gran volumen de plaga y después responder rápidamente a posibles incrementos de la población de la plaga bajo condiciones de estrés climático.
- Mantenerse en el área aun después de que las poblaciones de la plaga se hayan disminuido.
- Que su uso sea lo suficientemente barato para el agricultor.

Tipos de agentes de control biológico

Los enemigos naturales son los agentes usados en el control biológico y constituyen el recurso fundamental del cual depende su éxito.

Los agentes provienen de una gran variedad de grupos taxonómicos, así como de propiedades biológicas y poblaciones muy diversas. Estas características juegan un

gran papel en el éxito o fracaso asociado con el uso de un grupo particular de enemigos naturales. Por esto, es de gran valor una detallada apreciación de la biología, los hábitos y el comportamiento de los diferentes grupos de enemigos naturales.

Rol e impacto de los depredadores

Los hábitos depredadores se distribuyen en las clases Insecta y Arácnida y pueden encontrarse en gran número de órdenes y familias. Los insectos depredadores que se introducen se usan para el control de plagas exóticas y los depredadores nativos son de mayor importancia en la supresión tanto de plagas nativas como exóticas. Los depredadores que se reconocen como importantes supresores de plagas en los sistemas agrícolas y forestales incluyen más de 32 familias (véase tabla 4.1).

Los depredadores que se encuentran más comúnmente y atacan especies de plagas en los cultivos son de las familias: Anthocoridae, Pentatomidae, Reduviidae, Carabidae, Coccinellidae, Staphylinidae, Chrysopidae, Cecidomyidae, Syrphidae y Formicidae. Las arañas son casi todas depredadoras (Foelix, 1982), y aunque no se

especializan en ciertas especies de presas, sí muestran especialización en sus hábitats. El rol complejo de las arañas en la supresión de ciertos grupos de plagas en algunos cultivos y otros hábitats se reconoce en las últimas décadas (Nyffler y Benz, 1987; Riechert y Bishop, 1990). Los ácaros representan un grupo importante de plaga en los sistemas agrícolas, y aunque no tienen parasitoides para su control, se mantienen por debajo del nivel económico mediante el uso de depredadores. Entre éstos se encuentran los thrips depredadores, algunos coccinélidos y los más importantes: los ácaros de la familia Phytoseiidae. A babosas y caracoles los atacan caracoles depredadores, moscas de la familia Sciomyzidae (cuyas larvas encuentran y matan uno o varios caracoles durante su desarrollo) y algunos escarabajos de la familia Carabidae.

Los depredadores vertebrados que atacan insectos plagas son diversos e incluyen pájaros insec-

Tabla 4.1 Familias más importantes de depredadores de artrópodos

<i>Thysanoptera (thrips)</i>	<i>Neuroptera</i>
Aeolothripidae	Chrysopidae
Phlaeothripidae	Hemerobiidae
Thripidae	
<i>Hemiptera</i>	<i>Diptera</i>
Anthocoridae (chinche pirata)	Cecidomyidae
Gerridae	Chamaemyiidae
Miridae	Sciomyzidae
Nabidae	Syrphidae
Pentatomidae	
Reduviidae	
Veliidae	
Phasmatidae	
<i>Coleoptera</i>	<i>Hymenoptera</i>
Carabidae	Formicidae
Cicindelidae	Vespidae
Dytiscidae	Sphecidae
Cleridae	
Coccinellidae	
Cybocephalidae	
Staphylinidae	
<i>Acari</i>	<i>Araneae (arañas)</i>
Phytoseiidae	
Stigmaeidae	
Hemisarcopidae	

tívoros, pequeños mamíferos, lagartijas, anfibios y peces, algunos de los cuales se usaron en el pasado como agentes de control biológico (Davis *et al.*, 1976). Mientras los pájaros y los pequeños mamíferos en general no se emplean como agentes para el control biológico de plagas exóticas; las especies nativas se consideran un recurso importante para la mortalidad de algunas especies plaga, en particular en ambientes estables como bosques (Bellows, *et al.*, 1982; Zhi-Qiang Zhang, 1992). Los peces, por el contrario, se utilizan para el control de la larva de mosquitos, principalmente por medio de liberaciones aumentativas en cuerpos de agua (Miura *et al.*, 1984).

Los artrópodos depredadores se encuentran en casi todos los hábitats agrícolas y naturales. Cada grupo tiene diferente ciclo de vida y hábitat. En muchos casos, se tiene bastante información de algunas especies de depredadores, pero en otros es evidente la falta de información.

Principales características de los depredadores

- Los adultos e inmaduros son usualmente generalistas y no específicos.
- Generalmente son de mayor tamaño que su presa.
- Matan o se alimentan de un gran número de individuos. Las arañas que son generalistas matan más presas de las que consumen.
- Tanto individuos inmaduros como adultos pueden ser depredadores.
- Atacan presas inmaduras y adultas.
- Los depredadores requieren de polen y néctar como recurso alimenticio adicional.

La mayoría de los depredadores se alimentan de un gran número de insectos plaga durante su desarrollo, pero algunos resultan más eficaces que otros en el momento de controlar a las plagas.

Los estados juveniles usan la presa para su desarrollo y crecimiento, mientras que los adultos las usan para su mantenimiento y reproducción. Los insectos depredadores se alimentan de todos los estados de presa: huevos, larvas (o ninfas), pupas y adultos. Desde el punto de vista de los hábitos alimenticios existen dos tipos de depredadores, los masticadores Coccinellidae y los escarabajos del suelo Carabidae, los que simplemente mastican y devoran sus presas, y aquellos con aparatos bucales succionadores que chupan los jugos de sus presas: chinches asesinos *Reduviidae*, larvas de chrysopa Chrysopidae, larvas de las moscas Syrphidae, etc. El insecto que se alimenta por medio de la succión por lo general inyecta una sustancia tóxica que rápidamente inmoviliza la presa. Muchos depredadores son ágiles, feroces cazadores y capturan activamente sus presas en el suelo o en la vegetación, como lo hacen los escarabajos, las larvas de chrysopa y los ácaros; o los cazan en vuelo, como las libélulas y las moscas de la familia *Asilidae* (Huffaker y Messenger, 1976).

Muchas especies son depredadores tanto en el estado larval como en el adulto, aunque no necesariamente cacen el mismo tipo de presa. Otros son depredadores sólo en estado larval, mientras que como adultos se alimentan de néctar, mielecilla, etc. Algunos proveen presas para sus larvas y ponen sus huevos entre ellas, ya que en ciertas ocasiones éstas son incapaces de encontrar las presas por sí mismas (DeBach y Rossen, 1991).

La importancia de los depredadores en el control biológico natural se evidencia en la explosión de ácaros en muchos sistemas de cultivo, causada por la ola expansiva del uso de insecticidas químicos para eliminar los depredadores de estos ácaros (Van den Bosch y Messenger, 1973). Es el caso de los ácaros de la familia Tetranychidae, que existen en gran abundancia en huertos comerciales de manzanas por la eliminación de la población de depredadores con el uso de pesticidas o fertilizantes químicos que inducen un mayor vigor nutricional de los manzanales, lo que estimula el crecimiento de ácaros fitófagos (Croft, 1990).

La riqueza de especies depredadoras en agroecosistemas particulares puede ser multivariada. Por ejemplo, Whitcomb y Bell (1964) reportaron 602 especies de artrópodos depredadores clasificadas dentro de 45 familias de insectos, veintitrés familias de arácnidos en sistemas de algodón en Arkansas y cerca de mil especies de depredadores en campos de soya en la Florida. También se han encontrado dieciocho especies de insectos depredadores (sin incluir a los arácnidos) en cultivos de papa en el noreste de Estados Unidos (Whitcomb, 1981).

Este tipo de diversidad, que ejerce una importante presión reguladora sobre los herbívoros, hizo que DeBach (1964) considerara el “complejo de enemigos naturales de las plagas” como un elemento de balance natural al tender a alimentarse de cualquier plaga presente en abundancia. Aun en situaciones en que los depredadores resultan incapaces de alcanzar un control natural por debajo del nivel económico de daño, ellos disminuyen el grado de desarrollo de plagas o reducen la infestación, inclusive en situaciones donde los enemigos naturales específicos resultan inefectivos. En campos de algodón del valle de San Joaquín en California, los depredadores son mucho más importantes que los parasitoides, en especial para el control de plagas como el gusano bellotero *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae), gusano enrollador del repollo, gusano soldado de la remolacha *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae) (Van den Bosch y Messenger, 1973). En Canadá, los investigadores encontraron que en huertos de manzanas libres de insecticidas, cinco especies de depredadores de la familia Miridae ejercieron una mortalidad en huevos de la polilla de la manzana *Cydia pomonella* (Lepidoptera: Tortricidae) del 43,5-68,3%. En Maine, Estados Unidos, se encontró una correlación entre la depredación y la reducción de las poblaciones de áfidos en cultivos de papas (Croft, 1990).

Esta sección presenta una descripción de la diversidad de depredadores y plantea características de grupos de insectos importantes en el control biológico. Los insectos depredadores se encuentran en nueve órdenes: Orthoptera, Dermaptera, Thysanoptera, Hemiptera, Neuroptera, Coleoptera, Lepidoptera, Diptera e Hymenoptera. Los de mayor importancia son: Coleoptera, Hemiptera, Diptera e Hymenoptera.

Coleoptera

El orden Coleoptera incluye más de 110 familias, muchas de las cuales son depredadores. Entre las familias más importantes para el control biológico se encuentran: Coccinellidae, Carabidae y Staphylinidae.

Coccinellidae

Es el grupo más importante de depredadores para el control biológico tanto de plagas exóticas como nativas. Estos depredadores ayudan a suprimir las plagas por medio de liberaciones aumentativas en invernaderos, inoculaciones estacionales en otros cultivos y mediante su conservación en áreas alrededor de los cultivos.

Estos depredadores conocidos comúnmente como mariquitas, chinitas, etc., según el país, pertenecen al orden *Coleoptera* y son depredadores generalistas que se distribuyen más o menos bien en todo el mundo. Las mariquitas son de los enemigos naturales más visibles y conocidos. Se encuentran más de 450 especies en Norteamérica, algunas nativas y otras introducidas desde otros países (véase figura 4.1).

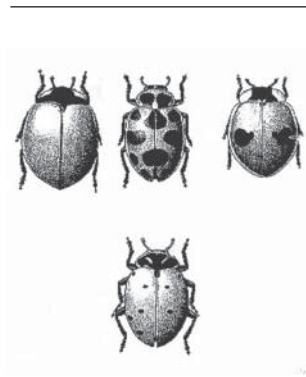


Figura 4.1 Distintos coleópteros, enemigos naturales

La mayoría de mariquitas (adultos y larvas) son benéficas, pero existen dos excepciones: *Epilachna varivestis* y *E. borealis*; las cuales, tanto larvas como adultos de ambas especies, se alimentan de plantas, en el primer caso de frijol, y en el segundo de cucurbitáceas.

Adultos y larvas de coccinélidos se alimentan de ácaros y un gran número de insectos que incluyen, principalmente áfidos, pero también moscas blancas, escamas, trips y pseudococcidas. Algunas especies prefieren ciertas especies de áfidos, mientras otras son más generalistas. Si sus presas son escasas, los adultos y las larvas se alimentan de huevos de polillas y escarabajos, ácaros, trips y larvas de otros insectos pequeños, así como de polen y néctar. También son caníbales.

Muchos cultivos se benefician de la presencia de las mariquitas, en especial, todo cultivo atacado por áfidos. Varios científicos consideran los coccinélidos como uno de los enemigos naturales más beneficiosos en todo el mundo. Cuando las mariquitas están presentes alimentándose durante algún tiempo de polen y néctar de las flores y las plagas son pocas, no resulta difícil mantener una población de estos enemigos naturales en los campos.

Las mariquitas, comúnmente, son de color rojo, anaranjado o amarillo con manchas de color negro. Otras son negras con machas rojas. Los adultos miden aproximadamente 5 mm de largo,



Figura 4.2 Adulto, huevo y larva de Coccinellidae

tienen cuerpo oval y élitros de color naranja o rojo con manchas café o negro. Los adultos son pequeños, ovalados y en forma de domo. El pronoto tiene diseños y colores específicos que ayudan a la identificación de las especies (véase figura 4.2).

Estas mariquitas ponen los huevos en claustreros en las hojas y son de color amarillo a naranja, con forma elongada. Las larvas son de color oscuro, en forma de lagarto, con tres pares de patas prominentes. Según las especies y la disponibilidad de presas, las larvas crecen de menos de 1,0 mm a más de 1 cm de longitud, típicamente a través de cuatro estadios larvales, en un periodo de veinte a treinta días. Las larvas más grandes pueden trasladarse hasta doce metros por día en busca de su presa, y en algunas especies las larvas son grises o negras con bandas o manchas amarillas o anaranjadas.

El último estadio larval permanece relativamente inactivo antes de agarrarse por el abdomen a una hoja u otra superficie para pupar. La pupa es oscura o amarilla-anaranjada. La etapa pupal dura de tres a doce días, según la especie y la temperatura y los adultos viven desde unos pocos meses hasta más de un año. Las especies comunes producen una o dos generaciones anuales.

Estos depredadores pasan el invierno como adultos, generalmente se agrupan en troncos caídos, bajo la hojarasca, debajo de rocas y en otros lugares que ofrecen protección. En la primavera, los adultos se dispersan en busca de presas y lugares adecuados para poner sus huevos. Las hembras ponen de veinte a más de 1.000 huevos en un periodo de uno a tres meses, comienzan en la primavera o principios de verano, y ponen los huevos en pequeños grupos, cerca de su presa, en el tallo y hojas (véase figura 4.3).



Figura 4.3 Agrupación de *Coccinellidae*

Las mariquitas son depredadores voraces y están presentes en gran número de lugares donde la presa es abundante y se usan insecticidas de amplio espectro de forma limitada. Las larvas de algunas especies consumen por día hasta su propio peso en áfidos, y los adultos, más de 50 áfidos. Las larvas de la mariquita de siete manchas (*Coccinella septempunctata*) consumen de 200 a 300 áfidos por día, y los adultos más de 100 áfidos. Las mariquitas resultan efectivas si los áfidos son abundantes (altas densidades), pero se cree que resultan menos efectivas cuando la población de áfidos es poca. La mayoría de especies de mariquita son activas desde finales de primavera hasta inicios del otoño, siempre y cuando haya disponibilidad de alimento.

Adicionalmente, los adultos de algunas especies del género *Coleomegilla* pueden ser atacados por avispas parasitoides.

Las mariquitas, al ser generalistas, son móviles como adultos y como larvas. No se mantienen en la planta o en la vecindad una vez consumen la presa en su totalidad. Algunas especies, en particular los adultos de *Coleomegilla maculata*, consumen polen como un importante componente de su dieta. Fuentes de azúcares cercanas al cultivo y lugares protegidos para pasar el invierno reducen la movilidad de estos insectos.

Pueden desarrollarse poblaciones tempranas de mariquitas en arbustos perennes infestados con áfidos; la colección y redistribución de éstas resulta efectiva, pero toma mucho tiempo. Los escarabajos deben manejarse con cuidado y colocarse en la base de las plantas infestadas; los adultos en estado letárgico, congregados en

lugares protegidos, no deben molestarse ya que son vulnerables al ataque de otros depredadores y parasitoides.

Entre las especies de coccinélidos introducidos que han controlado importantes plagas se encuentran: *Rodolia cardinalis* que controló la escama algodonosa, *Icerya purchasi* (Homoptera: Margarodidae), en California (Caltagirone y Douth, 1989) (véase figura 4.4).

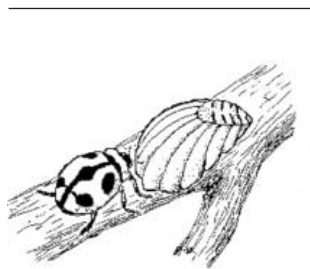


Figura 4.4 Coccinellidae atacando escama algodonosa

Cryptognatha nodiceps, *Chilocorus distigma* y *Chilocorus nigritus* controlaron la escama del coco, *Aspidiotus destructor* (Homoptera: Diaspididae) en el archipiélago de Seychelles en el Océano Índico (Clausen, 1978). Sin embargo, muchas introducciones de coccinélidos, realizadas años después del éxito del control de *Icerya purchasi* en California, fallaron por la poca atención prestada a la dieta y a la ecología de los insectos introducidos (Caltagirone y Douth, 1989).

Especies de coccinélidos nativos en muchas localidades son depredadores comunes de áfidos, escamas, huevos de varios insectos, ácaros y otras plagas. Su conservación en sistemas de cultivo ayuda a controlar las plagas, como es el caso de *Coleomegilla maculata*, un depredador de huevos de *Leptinotarsa decemlineata* (Coleoptera: Chrysomellidae) (Hazzard *et al.*, 1991).

Algunas especies de coccinélidos se crían comercialmente y se liberan de forma masiva para controlar moscas blancas, ácaros, escamas, Pseudococcidae o áfidos en invernaderos, o por inoculación estacional en cultivos al aire libre. Ejemplos de aumentación de coccinélidos incluyen: *Stethorus punctillum* (para el control de ácaros), *Chilocorus nigritus* (para el control de escamas) y *Cryptolaemus montrouzieri* (para el control de Pseudococcidae) (Hunter, 1992).

Entre las principales especies de Coccinellidae depredadores se encuentran:

1. *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae). Mariquita nativa de Norteamérica, se conoce comúnmente como la mariquita de manchas rosadas. *C. maculata* tiene una longitud de 5 a 6 mm, su cuerpo es de color rosado a rojo y de forma oval; posee seis manchas oscuras en cada uno de sus élitros. El área detrás de su cabeza es rosada o amarillenta con dos marcas triangulares de gran tamaño. Las larvas de *C. maculata* son oscuras y en forma de lagarto, con tres pares prominentes de patas que miden de 5 a 6 mm. Los huevos son de 1 mm de longitud y de forma oval alargada.

C. maculata se encuentra en los cultivos que han sido atacados por áfidos u otras presas reportadas. Los cultivos más importantes donde habita son: trigo, sorgo, alfalfa, soya, algodón, papa, maíz, arveja, frijol, col, tomate, espárrago y manzana. Tanto adultos como larvas de *C. maculata* son depredadores importantes de áfidos, pero además se alimentan de ácaros, huevos de insectos y pequeñas larvas. También consumen polen, que puede constituir el 50% de su dieta.

Los adultos pasan el invierno en grandes grupos debajo de la hojarasca y en piedras en sitios protegidos del frío, cerca a los cultivos donde se alimentan

y reproducen. Emergen en la primavera y enseguida se dispersan en busca de alimento. La hembra pone desde 200 a más de 1.000 huevos en un periodo de uno a tres meses, que empieza en la primavera, y pone los huevos cerca de su presa, usualmente en pequeños grupos sobre el follaje y los tallos. La larva crece de 1 a 5-6 mm antes de convertirse en pupa. El estado pupal dura de tres a doce días (véase figura 4.5).



Figura 4.5 *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae)



Figura 4.6 *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae)

Los adultos de *C. maculata* se encuentran en los campos desde abril hasta finales de septiembre y se producen de dos a cinco generaciones por año. Se recomienda sembrar plantas de floración temprana cerca al cultivo, ya que el polen es un componente esencial en la dieta de *Coleomegilla*. En épocas en que no están disponibles los áfidos, el polen se convierte en casi la totalidad de su dieta.

2. *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae). Especie que se conoce como la mariquita de siete manchas y se introdujo repetidamente desde Europa hasta Norteamérica para el control biológico de áfidos. *C. septempunctata* es un depredador más efectivo que las especies de mariquitas nativas y las desplaza en algunas áreas (véase figura 4.6).

C. septempunctata mide de 7 a 8 mm y posee una mancha blanca a cada uno de los lados de la cabeza. Su cuerpo oval tiene forma de domo. El patrón o distribución de las manchas es usualmente 1-4-2. Las manchas son negras y los élitros rojos o anaranjados. Las larvas son oscuras, con forma de lagarto y poseen tres pares de patas muy prominentes, crecen de 1 a 4,7 mm en un periodo de diez a treinta días, según el suministro de áfidos. Las larvas más grandes se trasladan hasta 12 m por día en busca de su presa. La etapa pupal dura de tres a doce días. Los huevos tienen forma oval alargada, miden aproximadamente 1 mm de longitud. En el noreste de Estados Unidos se producen de una a dos generaciones por año antes

de que los adultos entren a un periodo de hibernación. La evolución de huevo a adulto toma de dos a tres semanas y los adultos viven de semanas a meses según el clima y la disponibilidad de la presa.

C. septempunctata puede encontrarse en todos los cultivos que estén infestados por áfidos, entre ellos: papa, leguminosas, maíz, alfalfa, trigo y sorgo. Este depredador ataca a las siguientes especies de áfidos: *Myzus persicae*, *Macrosiphum rosae*, *Aphis gossypii*, *Acyrtosiphon porosum*, *Rhopalosiphum maidis* (Homoptera: Aphididae).

3. *Chilocorus kuwanae* (Coleoptera: Coccinellidae). Mariquita pequeña de color negro, importada desde Corea como parte del programa de control biológico

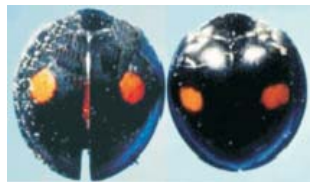


Figura 4.7 *Chilocorus kuwanae* (Coleoptera: Coccinellidae)



Figura 4.8 Larva de *Chilocorus kuwanae*

de la escama bonetera *Unaspis euonymi* (Homoptera: Diaspididae) en Estados Unidos (véase figura 4.7).

C. kuwanae es una mariquita de color negro de 3 mm de longitud con manchas rojas. Se ve muy similar a la nativa *C. stigma*, pero se distingue por el color, la forma y la ubicación de las manchas y sus alas. Las manchas de *C. kuwanae* tienden a ser de color rojo, de forma rectangular y localizadas cerca de la parte media de las alas. En cambio, las manchas de *C. stigma* son de color anaranjado-amarillo, orientadas en forma circular y hacia la cabeza del escarabajo. Generalmente se encuentra en vegetación atacada por la escama bonetera *Unaspis euonymi* y otras especies de escamas. Los escarabajos pasan el invierno como adultos en la hojarasca en la base de plantas infestadas con escamas. Se vuelven activos y empiezan a alimentarse de las escamas cuando la temperatura sobrepasa los 10°C en la primavera. Las hembras adultas ponen huevos anaranjados en pequeños grupos, cerca de las escamas. Luego de la eclosión de los huevos, aparecen larvas cafés cubiertas de espinas negras, las cuales se alimentan del cuerpo de las escamas, rompiendo la carcasa protectora. Luego de tres estadios larvales, la larva se mueve hacia el envés de la hoja o hacia ramas rotas para pupar. En laboratorio toma aproximadamente un mes el desarrollo del huevo a adulto y por año se

producen tres generaciones del escarabajo. Este insecto se destaca por su apetito voraz (véase figura 4.8).

Cada larva puede consumir más de 100 escamas hasta convertirse en adulto. En áreas donde se ha establecido el escarabajo, se recomienda dejar un poco de hojarasca en el suelo para que encuentre un lugar seguro donde pasar el invierno. Las plantas en floración también contribuyen al mantenimiento de *C. kuwanae*, ya que se alimentan del néctar de las flores.

4. *Cryptolaemus montrouzieri* (Coleoptera: Coccinellidae). Este escarabajo lo introdujo a Estados Unidos desde Australia, en 1891, uno de los pioneros del control biológico, Albert Koebele, para controlar a la cochinilla de los cítricos en California. Aunque *C. montrouzieri* acabó con la población de cochinillas, no sobrevivió al invierno, excepto en las áreas costeras (véase figura 4.9).

C. montrouzieri tiene una longitud de 3 a 4 mm, su cuerpo es café oscuro y su cabeza anaranjada. Las larvas son de 1,3 cm de longitud y poseen apéndices cerosos, y los huevos son amarillos. Este depredador habita en las plantaciones de cítricos en California. *C. montrouzieri* ataca a la cochinilla de los cítricos y otras especies relacionadas, y recientemente se utiliza para controlar a la cochinilla rosada *Maconellicoccus hirsutus* (Homoptera: Pseudococcidae). Las hembras adultas del escarabajo ponen sus huevos entre los sacos algodonosos de huevos de las cochi-



Figura 4.9 *Cryptolaemus montrouzieri* (Coleoptera: Coccinellidae)

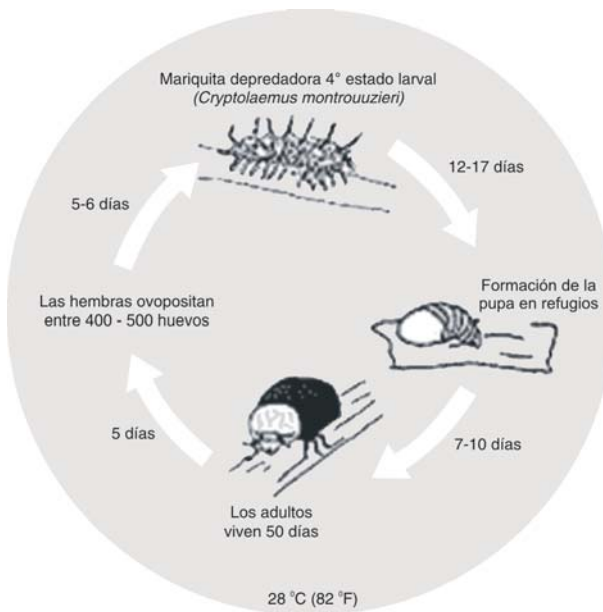


Figura 4.10 Ciclo de vida de *C. montrouzieri*

nillas. Los huevos eclosionan en cinco días a una temperatura de 27°C. Los tres estadios larvales duran de doce a diecisiete días, periodo en el cual se alimenta de los huevos, larvas y de la mielecilla producida por las cochinillas. *C. montrouzieri* pupa en lugares que ofrecen protección, como en los tallos y en la estructura de los invernaderos. Los adultos emergen luego de siete a diez días; viven aproximadamente cuatro meses. Cuatro días luego de emerger, las hembras comienzan a poner huevos y se estima que durante toda su vida ponen 400 huevos (véase figura 4.10).

C. montrouzieri es un depredador voraz de la cochinilla tanto en estado adulto como larval. Una sola larva consume hasta 250 individuos. La acción del escarabajo es más efectiva cuando las poblaciones de la cochinilla son altas. *C. montrouzieri* requiere masas algodonosas de huevos de cochinilla para poner los suyos, y tanto los adultos como las larvas del escarabajo prefieren alimentarse de los huevos de la cochinilla. Los estados larvales tardíos atacan a cochinillas en cualquier etapa. Los adultos vuelan y cubren grandes distancias en busca de comida. Si la



Figura 4.11 *Hippodamia convergens* (Coleoptera: Coccinellidae)

cochinilla escasea, se alimentan de áfidos y escamas suaves; sin embargo, su nivel reproductivo es mucho mayor cuando disponen de cochinillas para alimentarse. Como el escarabajo no sobrevive a los inviernos, *C. montrouzieri* tiene que reintroducirse en los campos en cada primavera.

5. *Hippodamia convergens* (Coleoptera: Coccinellidae). Esta especie es una de las mariquitas más conocidas y comunes. Se encuentra desde el sur de Canadá hasta Suramérica. En los insectarios la venden para el control de áfidos (véase figura 4.11).

Los adultos tienen una longitud de 4 a 7 mm. Poseen un diseño negro y blanco prominente en el pronoto.

Los élitros, de color rojo con manchas negras, pueden tener desde pocas manchas hasta trece. Las líneas blancas que convergen detrás de la cabeza son comunes para todos los individuos. Se encuentran en la mayoría de cultivos atacados por áfidos, entre ellos: trigo, sorgo, alfalfa y hortalizas. Tanto adultos como larvas se alimentan principalmente de áfidos (*Myzus persicae*, *Macrosiphum rosae*, *Aphis gossypii*, *Acyrtosiphon porosum*, *Rhopalosiphum maidis*, Homoptera: Aphididae). Si los áfidos escasean, también se alimentan de larvas de otras especies de insectos, huevos, ácaros y, ocasionalmente, del néctar y la mielecilla que producen los áfidos. Estos escarabajos ajustan su ciclo de vida según la disponibilidad de áfidos; por lo general, las poblaciones de *H. convergens* se mantienen en actividad en la primavera y el verano. Las hembras ponen entre 200

a más de 1.000 huevos en un periodo de uno a tres meses, y los ponen cerca de su presa, usualmente en pequeños grupos en hojas y tallos. Los huevos, de forma oval alargada, miden 1 mm. Las larvas son de color oscuro, con forma de lagarto. Poseen tres pares de patas prominentes (véase figura 4.12).

Se producen de una a dos generaciones por año, según la duración de las estaciones. Los adultos buscan lugares protegidos para hibernar, y el desarrollo de huevo a adulto toma de dos a tres semanas. El periodo de vida de un adulto varía

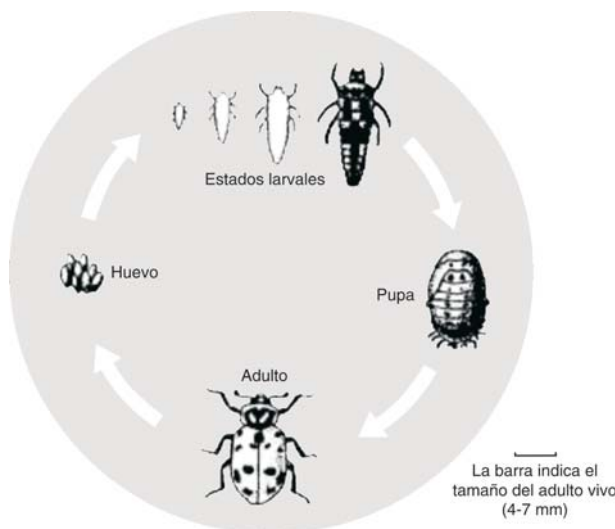


Figura 4.12 Ciclo de vida de *Hippodamia convergens*

de pocas semanas a varios meses, lo que depende de la temperatura y de la abundancia de presas. Si las mariquitas se recolectan en estado invernante y se transportan para liberarlas en el campo, usualmente tienden a migrar antes de alimentarse y reproducirse, incluso en cultivos infestados de áfidos. Este comportamiento migratorio es obligatorio. Las liberaciones de escarabajos recolectados pueden ser una pérdida de tiempo y dinero. Los insectarios deben alimentar a los adultos con una dieta especial luego de colectarlos para minimizar el comportamiento migratorio.

6. *Rodolia cardinalis* (Coleoptera: Coccinellidae). *R. cardinalis* se introdujo en 1888 en los campos de California desde Australia para combatir a la escama algodonosa de los cítricos *Icerya purchasi* (Homoptera: Margarodidae). Esta escama causó infestaciones severas en los campos de cítricos de California, a tal punto que los productores tuvieron que tumbar y quemar los árboles. La introducción de *R. cardinalis* se considera como el inicio del control biológico clásico (véase figura 4.13).



Figura 4.13 *Rodolia cardinalis* (Coleoptera: Coccinellidae)

Los adultos miden de 2,5 a 4,0 mm de longitud, son rojos y negros y están cubiertos por una densa pubescencia en todo su cuerpo. Los huevos son rojos, las larvas rojizas y las pupas blanquecinas. *R. cardinalis* habita en todos los cultivos atacados por *I. purchasi*, principalmente cítricos, acacia, magnolia, oliva, rosas, etc. *R. cardinalis* ataca específicamente a *I. purchasi*. Tanto los adultos como las larvas del escarabajo se alimentan de todas las etapas de la escama. Las

hembras ponen sus huevos junto a los huevos de la escama. Por año se producen ocho generaciones en la costa de California, y doce generaciones en las regiones más cálidas y áridas. Una hembra pone de 150 a 190 huevos durante su vida. Conjuntamente *Cryptochetum iceryae* (Diptera: Cryptochetidae), un parasitoide importado, y *Rodolia cardinalis* mantienen las poblaciones de *I. purchasi* en California en niveles muy bajos. A partir de la población de 514 individuos introducida en 1888 en California, se produjeron descendientes que han servido para liberaciones en Francia, Italia, Portugal, Rusia, Perú, Argentina, Uruguay, Chile, Puerto Rico, Venezuela, Hawaii, Filipinas, Egipto, Chipre, Guam y Taiwán.

Carabidae

La mayoría de los carábidos son depredadores generalistas y viven en o cerca del suelo, donde se alimentan especialmente en la noche. Algunas especies viven en el suelo y trepan al follaje de las plantas para alimentarse. Los carábidos son pequeños (de 8 a 25 mm de largo) y de colores oscuros o metálicos (véase figura 4.14).



Figura 4.14 Coleóptero Carabidae

En cuanto al tipo de presas consumidas por los carábidos, en observaciones realizadas después de la disección de miles de carábidos de veinticuatro especies, se evidencia la presencia de restos de áfidos, arañas, larvas y adultos de lepidópteros, larvas de dípteros, ácaros, himenópteros, homópteros, escarabajos, colémbolos y opiliónidos. Estudios similares realizados en Bélgica encontraron restos de larvas de lepidópteros, anélidos, nematodos,

himenópteros, huevos y larvas de escarabajos, ciempiés, moluscos, esporas e hifas de hongos, así como semillas de plantas (Lovei y Sunderland, 1996).

Muchas especies son depredadores importantes en forraje, cereales y cultivos en franjas (Hance y Gregoire-Wibo, 1987). Algunas de las prácticas agrícolas investigadas para conservar los carábidos incluyen: aplicación de pesticidas sólo en áreas específicas (franjas), conservación de ciertas malezas en los campos, cultivos de cobertura, *mulch* y aplicación de estiércol (Carter, 1987). En algunas oportunidades se han introducido a nuevas regiones los carábidos con ciertos hábitos específicos para el control de plagas exóticas, por ejemplo, *Calosoma sycophanta* se introdujo a Norte América para el control de *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae). Algunos carábidos como *Scaphinotus* spp. se alimentan de caracoles.

Entre las principales especies de carábidos se encuentran:

1. *Lebia grandis* (Coleoptera: Carabidae). El género cosmopolita *Lebia* contiene aproximadamente 450 especies que se distribuyen principalmente en los trópicos. Desde el norte de México se encuentran 48 especies. Los adultos son depredadores y las larvas en primer estadio son parasitoides de escarabajos crisomélidos (véase figura 4.15).

Estos depredadores miden de 2,5 a 14 mm de longitud, según la especie. *Lebia grandis* es la de mayor tamaño del género en Norteamérica, su cuerpo mide de 8,5 a 10,5 mm, con cabeza usualmente pálida, con tintes rojizos, igual que sus partes bucales, antenas y tórax, y abdomen negro, combinado con azul, morado o verde metálico. Las larvas de *L. grandis* en primer estadio son de color bronce



Figura 4.15 *Lebia grandis* (Coleoptera: Carabidae)



Figura 4.16 Larva de *Lebia grandis*

pálido y poseen apéndices, antenas y aparato bucal característico de Carabidae. Sus dimensiones varían de 3 a 4 mm de longitud por 0,5 mm de ancho. El segundo estadio larval atraviesa por una degeneración gradual de los apéndices y desarrolla un cuerpo distendido (una forma simple de hipermetamorfosis) (véase figura 4.16).

L. grandis se encuentra en todos los cultivos atacados por el escarabajo de la papa *Leptinotarsa decemlineata* (Coleoptera: Chrysomelidae). Este escarabajo es un enemigo natural de *L. decemlineata*. En los cultivos de papa, los adultos son depredadores especialistas de todas las etapas inmaduras del escarabajo de la papa. Las larvas de *L. grandis* son parasitoides especialistas de las larvas maduras y pupas de *L. decemlineata* en el suelo. Los adultos son diurnos, bajo condiciones ideales de humedad y temperatura, y se encuentran en plena actividad en los meses de mayo y junio, varias semanas después de emerger de *L. decemlineata*. Esto asegura que la presa (huevos y larvas del escarabajo) estén disponibles para los adultos de *L. grandis*, especialmente para las hembras, las cuales tienen tiempo suficiente para aparearse y poner sus huevos en el suelo, cerca a la base de las plantas de papa. Una hembra de *L.*

grandis pone hasta 1.300 huevos durante toda su vida. La eclosión de los huevos de *L. grandis* ocurre en quince días. Las larvas son sensibles a la falta de agua, pero muy resistentes al exceso; éstas enseguida buscan larvas de *L. decemlineata* que están a punto de pupar. Los primeros estadios de las larvas de *L. grandis* pueden seguir un rastro químico dejado por las larvas maduras de *L. decemlineata*. Con el fin de asegurar un parasitismo exitoso, *L. grandis* debe localizar a las larvas de *L. decemlineata* antes de que sellen sus capullos; al parecer, *L. grandis* tiene dificultad para ingresar en los capullos sellados. Una vez que la larva de *L. grandis* localiza a su hospedero, se agarra fuertemente con sus mandíbulas a los integumentos de la larva de *L. decemlineata* y empieza a alimentarse para completar su desarrollo. A una temperatura de 25°C, el adulto emerge del suelo en tres semanas desde que empieza a alimentarse de su hospedero. Se producen dos generaciones de este depredador por año. *L. grandis* se considera uno de los enemigos naturales nativos más promisorios de *L. decemlineata* en Norteamérica. Bajo condiciones de campo, *L. grandis* puede ser un depredador/parasitoide efectivo de *L. decemlineata* en cultivos de papa, cuando se emplea conjuntamente con otras estrategias de control. Aplicaciones foliares de *Bacillus thuringiensis* son compatibles con la acción de *L. grandis*. Sin embargo, las densidades naturales de *L. grandis* resultan insuficientes para controlar la plaga, pero la liberación masiva de adultos puede maximizar el éxito del control. El cultivo de papas transgénicas que contienen la endotoxina delta derivada de *B. thuringiensis* spp. *tenebrionis*, la

cual confiere resistencia a los ataques de *L. decemlineata*, representa un reto en la conservación de *L. grandis*. En cultivos puros de papa transgénica *L. grandis* no subsiste debido a las bajas poblaciones de su presa.

2. *Coleópteros acuáticos con hábitos depredadores*. Familias como Gyrinidae y Dysticidae son importantes depredadores de plagas en sistemas agrícolas acuáticos como el arroz, o para el control de plagas en áreas húmedas (Mogi y Miyagi, 1990).

Staphylinidae

La familia Staphylinidae representa el mayor número de escarabajos de Norteamérica. La mayoría de los stafilínidos son depredadores y se encuentran donde existe abundante materia orgánica. Algunas especies son importantes depredadores de huevos y larvas de moscas que atacan las raíces jóvenes de cebolla, repollo y brócoli (Axtell, 1981).

Entre las principales especies se encuentran:

1. *Aleochara bilineata* (Coleoptera: Staphylinidae). Los adultos son depredadores y sus larvas parasitoides. Los adultos de *A. bilineata* son de color negro brillante y tienen un tamaño de 5 a 6 mm de longitud. Sus élitros, de color rojo-café, son muy pequeños e inconspicuos. Cuando los molestan levantan su abdomen alargado como el de un escorpión. Tanto los adultos como las larvas tienen mandíbulas muy desarrolladas. Los adultos son buenos voladores (véase figura 4.17).

Los huevos, de forma oval, miden 0,5 mm de largo por 0,4 mm de ancho y están



Figura 4.17 *Aleochara bilineata* (Coleoptera: Staphylinidae)

recubiertos con un material parecido a gelatina, de color verde. Las larvas en primer estadio son de color café pálido, de 1,5 mm de longitud, delgadas, segmentadas y con cabeza grande. Las larvas parasitoides en segundo y tercer estadios son negras, tienen patas rudimentarias y se encuentran dentro de la pupa de su hospedero. Principalmente, se encuentran en cultivos de cebolla, col, rábano, maíz y otros; en general, consumen huevos, larvas y pupas de los gusanos de las raíces de la cebolla *Delia antiqua*, y de la col *Delia radicum* (Diptera: Anthomyiidae). *A. bilineata* pasa el invierno en forma de larva en primer estadio dentro de la pupa de su huésped. Luego de dos días del apareamiento, la hembra empieza a poner huevos pequeños, elípticos y de color

blanco; a un promedio de quince por día (700 por periodo). Pone los huevos en el suelo entre las raíces de plantas infestadas con *Delia* sp. La eclosión ocurre de cinco a diez días, la larva empieza de inmediato a buscar pupas de *Delia* para parasitar. La larva de *A. bilineata* realiza un orificio en la pupa, ingresa y empieza a alimentarse de la totalidad de su huésped. *A. bilineata* pupa dentro de la pupa de su huésped y emerge como adulto luego de 30 a 40 días. Los adultos viven de 40 a 60 días; su ciclo de vida (huevo-adulto) es de seis semanas y se producen dos generaciones por año. Los adultos de *A. bilineata* consumen hasta cinco larvas de

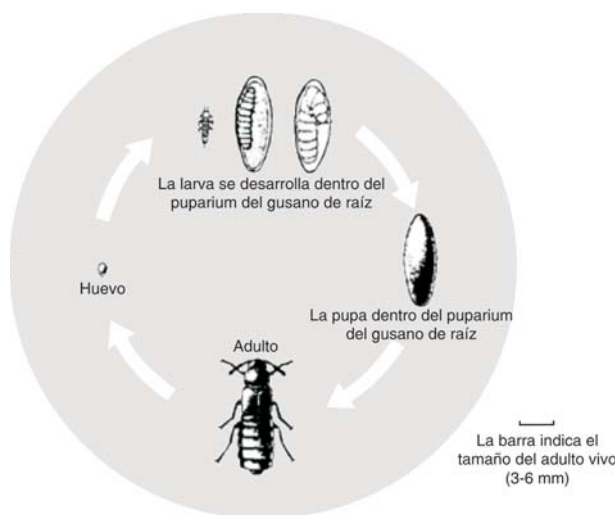


Figura 4.18 Ciclo de vida de *A. bilineata*

Delia por día. Un individuo consume hasta 600 huevos y 65 larvas durante toda su vida. Los adultos son caníbales, se alimentan de sus propios huevos y atacan a otros adultos cuando escasea el alimento. La depredación puede ser de 90 a 95%, aunque los adultos emergen demasiado tarde, es decir, varias semanas después de que han emergido los adultos de *Delia*; por ello, puede darse daños en los cultivos. *A. bilineata* se encuentra bajo la hojarasca o las rocas, en materia orgánica en descomposición o merodeando por los cultivos (véase figura 4.18).

2. *Histeridae*. Algunas especies de esta familia son depredadoras de plagas que se alimentan de estiércol, como *Musca domestica* (Diptera: Muscidae). En Carolina del Norte se reporta *Carcinops pumilio* como importante depredador de huevos y larvas de *Musca domestica* en sistemas avícolas.

3. *Cantharidae*. Las larvas de algunas especies de esta familia son depredadoras. Adultos de algunas especies como *Cantharis*, *Chauliognathus* se alimentan de áfidos y otras presas, como huevos de locustos.

4. *Cleridae*. Muchos miembros de esta familia son depredadores tanto de larvas como de adultos. *Thanasimus* spp. son depredadores importantes de *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae) en Europa Central (Mills y Schlup, 1989).

5. *Cybocephalidae*. Especies de esta familia son depredadores de escamas y moscas blancas. *Cybocephalus nipponicus* Endrody-Younga se introdujeron en Norteamérica desde Corea del Sur y China para controlar la escama asiática, *Unaspis euonymi* (Homoptera: Diaspididae), una plaga de varias especies de plantas ornamentales como *Euonymus* spp. (Drea y Carlson, 1990).

Neuroptera

Algunas familias de este orden son depredadores en hábitats acuáticos, por ejemplo, Sialidae y Corydaliae, pero por los tipos de organismos que consumen no han sido de gran interés para el control biológico. Las principales familias de Neuroptera usadas en el control biológico son: Chrysopidae, Hemerobidae y Coniopterygidae.

1. *Chrysopidae*. Los adultos se alimentan únicamente de néctar, polen y mielecilla



Figura 4.19 *Chrysoperla carnea* (Neuroptera: Chrysopidae)

de los áfidos, pero sus larvas son depredadores activos (véase figura 4.19).

La *Chrysoperla carnea* se encuentra en un amplio rango de hábitats, sin embargo, *C. rufilabris* prefiere las áreas más húmedas. Estos insectos se encuentran fácilmente en arbustos y tanto los adultos como las larvas son depredadores de áfidos, moscas blancas y huevos de varias especies incluyendo *Helicoverpa* (Lepidoptera: Noctuidae). Los adultos, de color verde pálido, miden de 12 a 20 mm de longitud, tienen antenas largas y los ojos son dorado brillante. Poseen alas largas, de color verde transparente, y un cuerpo delicado. Son voladores activos, en particular durante la noche.

Usualmente pone los huevos al final de un pedúnculo sedoso sobre la vegetación, son de forma oval, color verde pálido y miden cerca de 1,5 mm de diámetro (véase figura 4.20).

Las larvas, que son muy activas, tienen color gris o café, poseen patas bien desarrolladas y tenazas o pinzas largas con las cuales absorben los fluidos corporales de sus víctimas. El tamaño de las larvas es de aproximadamente 1,5-3 mm de largo, se conocen como los leones de los áfidos, y tienen un cuerpo que termina en cola.

Chrysoperla spp. vive en cultivos de papa, maíz, col, tomate, pimiento, berenjena, espárrago, manzana, espinaca, fresa y otros cultivos infestados con áfidos. Sus principales presas son: varias especies de áfidos, ácaros (especialmente los rojos), trips, moscas blancas, huevos de saltamontes, polillas, cochinillas, minadores y larvas de lepidópteros.

Las dos especies de *Chrysoperla* pasan el invierno en estado adulto, usualmente en la hojarasca al borde de los cultivos. Durante la primavera y el verano las hembras ponen varios cientos de huevos diminutos (<1 mm) sobre las hojas o ramas cerca de sus presas. Las larvas emergen de tres a seis días. La etapa larval tiene tres estadios y dura de dos a tres semanas. Las larvas maduras forman un capullo sedoso. Los adultos emergen de diez a catorce días. Se producen dos o más generaciones por año (véase figura 4.21).



Figura 4.20 Larva y huevo de *Chrysoperla carnea*

Las larvas de *Chrysoperla* se consideran depredadoras generalistas, pero se conocen como depredadoras de áfidos principalmente. Se alimentan de 100 a 600 áfidos durante su ciclo larval. Se han reportado poblaciones naturales de *Chrysoperla* en cultivos de papa, alimentándose de áfidos. Todavía no se evalúan liberaciones

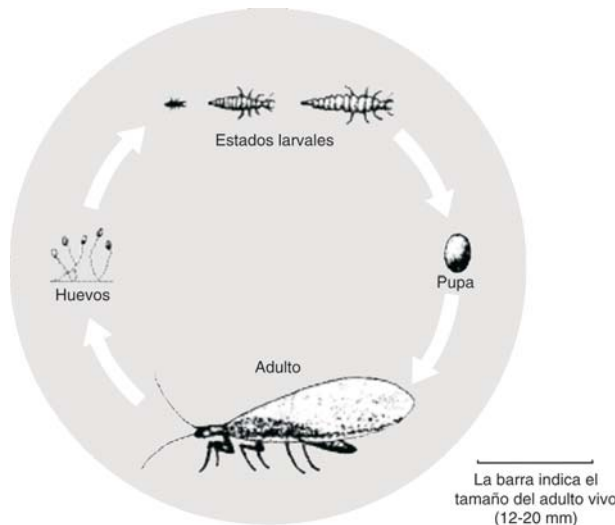


Figura 4.21 Ciclo de vida de *Chrysoperla carnea*

masivas de este depredador en campos comerciales de papa. *C. carnea* se considera un importante depredador de áfidos en cultivos de algodón en Rusia y Egipto; en remolacha azucarera en Alemania y en viñedos en toda Europa. Aunque los chrysopas son buenos depredadores, desafortunadamente también constituyen una buena presa. Estos son en muchas ocasiones el alimento de otros depredadores y también entre ellos. En el campo deben liberarse lejos de otros depredadores y esparcirse por todo el terreno, en vez de colocarlos en un solo lugar. Como las

larvas son susceptibles a la deshidratación, deben contar con una fuente de humedad. Los adultos necesitan néctar, polen o mielecilla como alimento antes de poner sus huevos. Por tanto, se recomienda tener plantas con flores cerca del cultivo. Se encuentran sustitutos artificiales de la mielecilla, productos que proveen suficientes nutrientes para mantener una buena población de *Chrysoperla*. Los chrysopidos en general se liberan como huevos o larvas y suelen ser una estrategia efectiva para el control de áfidos en invernaderos (Hassan, 1978) y potencialmente para algunos cultivos con plagas como *Aphis pomi* (Homoptera: Aphididae) (Hagley, 1989), *Helicoverpa zea* y *Helicoverpa virescens* (Lepidoptera: Noctuidae) (Ridgway y Jones 1969). Ambas especies de *Chrysoperla* se comercializan en forma de huevos, larvas, pupas y adultos.

2. *Hemerobidae*. Los miembros de esta familia son de color café, resultan menos comunes que los chrysopidos verdes y pueden encontrarse en zonas arbustivas.

3. *Coniopterygidae*. Los miembros de esta familia son de tamaño pequeño, aproximadamente de 3 mm y se alimentan de ácaros, huevos y otras pequeñas presas.

Hemiptera (chinchas)

Este orden contiene muchas familias cuyos miembros poseen hábitos depredadores. Algunas de las más importantes son:

Anthocoridae

Estos pequeños hemípteros (de menos de 5 mm de largo) son importantes depreda-

dores de thrips fitófagos y de huevos de plagas como *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Pyralidae) (Coll y Bottrell, 1991; 1992). *Orius tristicolor* se ha criado en laboratorio para usarse contra áfidos (Ruth y Dwumfour, 1989). Algunos antocoridos se llevan a nuevos lugares para el control de plagas exóticas como *Montandoniola moraguesi* (Hemiptera: Anthocoridae), que se introdujo a Hawai para el control de *Gynaikothrips ficorum* (Thysanoptera: Phlaeothripidae) (Clausen, 1978).

Entre los principales Anthocoridos se encuentra:

1. *Orius* spp. (Hemiptera: Anthocoridae). Los adultos miden 3 mm de longitud, poseen forma oval y alas negras con parches blancos. Las alas se extienden más allá del cuerpo. Las ninfas son pequeñas, sin alas, de color amarillo-anaranjado y café, en forma de gota de agua y se mueven rápidamente. Tanto adultos como inmaduros se alimentan de los jugos de su presa introduciendo su estilete en el cuerpo de la víctima. También pueden alimentarse de polen y de la savia de las plantas cuando sus presas están ausentes. *Orius* habita, por lo general, en cultivos de algodón, maní, alfalfa, maíz, arveja, fresa y pastizales. Ambos, adultos y ninfas, se alimentan de presas que incluyen trips, ácaros, áfidos, huevos de otros insectos y pequeñas larvas de lepidópteros. *Orius* toma a su presa con sus patas delanteras e inserta su estilete en el cuerpo de la víctima, generalmente varias veces hasta vaciar el cuerpo blando y quedar sólo el exoesqueleto. Se reporta como un importante depredador de los áfidos del tabaco, pero se cree que los trips y ácaros son básicos en su dieta. Entre otras presas se incluyen: taladrador europeo del maíz, áfidos del maíz, áfidos de la papa, ninfas del saltarín de la papa, psyllidos y huevos de muchos insectos. Las hembras ponen huevos pequeños dentro de los tejidos de las plantas, dos a tres días luego del apareamiento y éstos eclosionan después de tres a cinco días. Las ninfas atraviesan por cinco estadios. El desarrollo de huevo a adulto toma un mínimo de veinte días bajo condiciones óptimas. Las hembras ponen un promedio de 129 huevos durante su vida, que es de 35 días (véase figura 4.22).

Tanto los adultos como los inmaduros pueden consumir más de 30 ácaros por día. Para mantener las poblaciones de este depredador se recomienda la rotación de cultivos y policultivos. También pueden sembrarse plantas con flores como alternativa alimenticia cuando escasean sus presas. *Orius* se encuentra disponible comercialmente en algunos insectarios, los cuales se envían en estado adulto en sustratos de vermiculita, cascarilla de arroz o afrecho, junto a una fuente de alimento, pero todavía no existen recomendaciones específicas para su uso (véase figura 4.23).

Lygaeidae

Muchos miembros de esta familia son herbívoros, lo que incluye los conocidos chinches, *Blissus leucopterus* y *Oncopeltus fasciatus*. Algunos géneros son depredadores,



Figura 4.22 *Orius* spp. (Hemiptera: Anthocoridae)

incluso *Geocoris* spp., que se alimenta de insectos en pastos y muchas plagas del algodón (Gravena y Sterling, 1983).

1. *Geocoris* spp. (Heteroptera: Lygaeidae, Subfamilia: Geocorinae). Constituyen los insectos depredadores más importantes y abundantes en varios cultivos, entre las especies más comunes se encuentran *G. punctipes*, *G. pallens*, *G. Bullatus* y *G. uliginosus*. Tanto adultos como ninfas tienen cuerpo ovalado y cabeza amplia. La característica más sobresaliente de este depredador son sus ojos grandes. *Geocoris* tiene una forma muy particular de caminar, se menea o agita y emite un olor desagradable cuando es molestado. Los

adultos miden 7,6 mm de longitud y poseen color gris plateado. Los inmaduros se ven como adultos pequeños, pero carecen de alas desarrolladas por completo. Sus huevos tienen forma de “hot dog”, de color blanco con una mancha roja distintiva, los ponen en el follaje y los tallos de muchos cultivos y eclosionan en una semana. Tanto adultos como inmaduros se alimentan de su presa, para esto insertan su estilete (aparato bucal modificado) y absorben sus jugos (véase figura 4.24).

G. punctipes y *G. pallens* son las especies más comunes en los cultivos de algodón. *Geocoris* se alimenta de una gran variedad de presas de todos los tamaños y se encuentra entre los enemigos naturales más importantes de las plagas del algodón. Se alimentan de los huevos y de las larvas de lepidópteros, ninfas y huevos de chinches como *Lygus* spp. (Hemiptera: Miridae), de todas las etapas de las moscas blancas, de áfidos y ácaros. Los adultos pasan el invierno como adultos. *Geocoris* atraviesa por cinco estadios ninfales, cada uno de los cuales dura de cuatro a seis días; los adultos viven un mes, y las hembras ponen hasta 300 huevos durante su vida. El potencial de *Geocoris* spp. como agente de control biológico resulta excelente. Tanto adultos como inmaduros consumen docenas de presas por día. Sin embargo, por su tamaño pequeño, la cuantificación del nivel de predación en el campo resulta difícil de determinar. Como este chinche también puede alimentarse de materia vegetal, se recomienda sembrar “cultivos

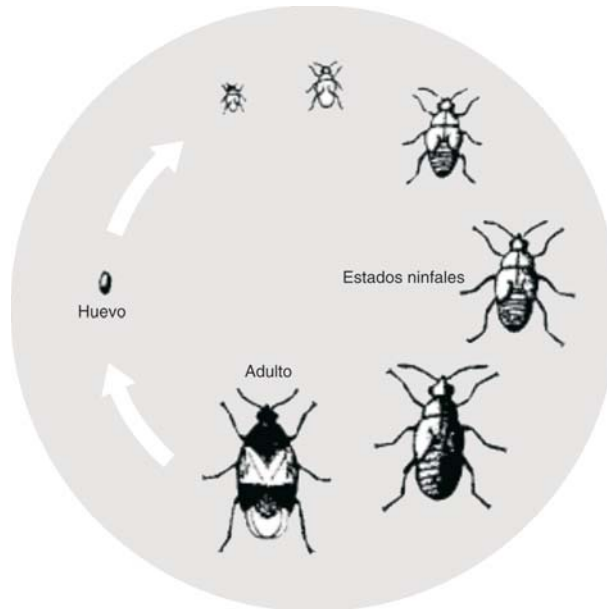


Figura 4.23 Ciclo de vida de *Orius insidiosus*



Figura 4.24 Huevo, larva y adulto de *Geocoris*

de refugio”, rotación de cultivos y policultivos para mantener poblaciones altas de este depredador.

Pentatomidae

Esta familia contiene muchos herbívoros importantes como especies plaga, por ejemplo *Nezara viridula*, sin embargo, algunas especies como *Podisus maculiventris* y *Perillus bioculatus* son importantes depredadores de plagas considerables como *Leptinotarsa decemlineata* (Coleoptera: Chrysomelidae).

1. *Podisus maculiventris* (Hemiptera: Pentatomidae). Uno de los “chinchos apestosos”, nombrado así por el fuerte y desagradable olor que emite cuando es perturbado. Esta especie tiene un amplio rango de hospederos, incluyendo a varios insectos plaga de importancia económica (véase figura 4.25).

Los adultos son de color café pálido y miden de 8,5 a 13 mm de longitud. Tienen forma de escudo con proyecciones prominentes detrás de la cabeza. En la parte membranosa de cada uno de los élitros poseen una línea oscura distintiva. Las ninfas jóvenes son rojas y negras; las más viejas poseen color rojo, negro y amarillo-anaranjado. No tienen alas y son de forma circular. Tanto adultos como inmaduros cuentan con estiletes, los cuales introducen en el cuerpo de su presa para alimentarse de sus jugos. *P. maculiventris* habita en cultivos de papa, tomate, maíz, col, fríjol, berenjena, cucurbitáceas, espárrago, manzana y cebolla. Existe

reporte de que *P. maculiventris* ataca a más de 100 especies de plagas de muchas familias. Su principal objetivo son los insectos inmaduros. Principalmente ataca a larvas de lepidópteros y coleópteros. Cada hembra pone huevos de color gris y crema en forma de barril, y en grupos de veinte a treinta sobre el follaje y las ramas. Se producen dos o tres generaciones por año. En laboratorio, los adultos viven de dos a tres meses. Según registros, se estima que cada adulto de *P. maculiventris* puede alimentarse de más de 100 larvas de diferentes especies durante la estación. En cultivos de papa, en el estado de Washington, se estima



Figura 4.25 *Podisus maculiventris* (Hemiptera: Pentatomidae)

que han controlado el 50% de la población del escarabajo de la papa *Leptinotarsa decemlineata* (Coleoptera: Chrysomelidae).

Miridae

Esta familia contiene muchas especies herbívoras, como *Lygus lineolaris*. Sin embargo, algunos grupos son depredadores, es el caso de *Deraeocoris* spp., el cual se alimenta de áfidos y otros insectos pequeños. Algunos míridos se han importado a nuevas regiones con propósitos de control biológico. Por ejemplo, *Tytthus mundulus* se introdujo a Hawai y junto con otros parasitoides plantados controló con éxito el delfacido de la caña de azúcar, *Perkinsiella saccharicida* (Homoptera: Delphacidae) (Clausen, 1978). El mírido *Macrolophus caliginosus* se usa para controlar moscas blancas en invernaderos y en cultivos de tomate.

1. *Deraeocoris nebulosus* (Hemiptera: Miridae). Depredador generalista de insectos fitófagos y ácaros. Se lo asocia con muchas plagas comunes de más de 50 especies de árboles y arbustos ornamentales. Los adultos tienen cuerpo de forma oval de color oliva brillante con marcas pálidas; miden de 3,5 a 4,0 mm de longitud por 1,75 a 2,0 mm de ancho. Ponen los huevos en grupos de dos o más en las nervaduras y pecíolos de las hojas. Las ninfas son de color gris pálido. *D. nebulosus* se ha recolectado de más de 75 especies de plantas, entre ellas, manzana, durazno y algodón. Este depredador se alimenta de moscas blancas, áfidos, psílidos, escamas, neurópteros y ácaros. En cautiverio, muestra comportamiento de canibalismo. Los adultos pasan el invierno en lugares protegidos, generalmente bajo la hojarasca. Conforme el clima empieza a volverse más agradable y aparecen nuevas hojas en las plantas, ponen los huevos en las nervaduras y en los pecíolos de las hojas. Este depredador posee cinco estadios ninfales. Bajo condiciones de laboratorio, el periodo ninfal dura 19,8 días a 21°C y 13,3 a 27°C. Las hembras ponen 240 huevos durante su ciclo de vida. Se producen tres generaciones por año. *D. nebulosus* consume un promedio de 107 ninfas de neurópteros durante su desarrollo y 6,9 ninfas por día en estado adulto. Un adulto puede consumir de cuatro a siete áfidos por día y de dieciséis a diecinueve huevos del gusano del tabaco por día (véase figura 4.26).

Nabidae

Muchos nábidos son depredadores y se encuentran comúnmente en pastos y en plantas herbáceas pequeñas. Los nábidos se alimentan de huevos de insectos, áfidos y otros insectos lentos, de tamaño pequeño y cuerpo blando. *Nabis fesus* se conoce bien como depredador del psílido de la papa, *Paratrioza cockerelli* (Homoptera: Psyllidae) y el cicadélido de la remolacha, *Circulifer tenellus* (Homoptera: Cicadellidae).



Figura 4.26 *Deraeocoris nebulosus* (Hemiptera: Miridae)

1. *Nabis* sp. (Hemiptera: Nabidae). Los adultos y las ninfas se encuentran en cultivos anuales como alfalfa y en algunos huertos frutales. Casi siempre este depredador aparece al final de la estación y tiene la característica de moverse rápidamente cuando es disturbado. Entre las principales presas que consumen se encuentran: áfidos, cicadélidos, ácaros, thrips y larvas pequeñas (véase figura 4.27).



Figura 4.27 *Nabis* sp. (Hemiptera: Nabidae)

Reduviidae

La chinche asesina, *Arilus cristatus*, ataca áfidos, cicadélidos y larvas de lepidoptera, entre otras presas (véase figura 4.28).

Phymatidae

Depredadores que esperan en las flores para alimentarse de abejas, avispa, moscas y otras presas. Este grupo no ha tenido gran importancia para el control biológico.



Figura 4.28 *Reduviidae*, la chinche asesina

Hemípteros depredadores en ambientes acuáticos

Varias familias de hemípteros depredadores viven en ambientes acuáticos: Notonectidae, Pleidae, Naucoridae, Belostomatidae, Nepidae, Gerridae, Veliidae, entre otros. Se consideran depredadores generalistas, además no se han introducido a otras regiones para combatir plagas inmigrantes específicas, porque se han visto como de poca importancia. Sin embargo, como otros depredadores generalistas (por ejemplo, las arañas), este grupo quizá reviste mucha importancia en la supresión de

complejos de plagas, cuya composición exacta de especies cambia de lugar a lugar y entre años. Este grupo puede ser importante en la supresión de plagas de sistemas acuáticos, como el arroz, además suprime algunas plagas de importancia médica como mosquitos y caracoles. La conservación de estos depredadores en sistemas de arroz y otros hábitats donde las plagas acuáticas permanecen reviste suma importancia (Sjogren y Legner, 1989).

Diptera

En muchas familias de este orden resulta muy común encontrar hábitos depredadores. Sin embargo, buen número de grupos son generalistas en relación con la especie de la cual se alimentan, o son de hábitats especiales, los cuales se encuentran sólo en ciertos ambientes. Ejemplos de dípteros generalistas o de hábitats especiales incluyen las familias: Tipulidae, la cual tiene algunas especies que son depredadores de insectos en ambientes húmedos; Culicidae con algunas especies que son depredadores de otros culícidos y Chironomidae, algunas de las cuales (en el Tanypodinae) son depredadores de larvas de otros chironomidos. *Rhagionidae* son depredadores generalistas, tanto en estado de larvas como adultos, de una gran variedad de especies de insectos en materia orgánica. *Asilidae* son depredadores en estado de larva y adulto de gran variedad de insectos en los hábitats en que ellos ocurren. Otras familias que contienen especies depredadoras incluyen: Empidae, Dolichopodidae, Otitidae, Lonchaeidae, Drosophilidae, Chloropidae, Anthomyiidae y Calliphoridae. Especies individuales de estos grupos son importantes para proyectos de control biológico específicos, según las biología involucradas (Dysart, 1991). Las familias de Diptera en las que el control biológico ha sido más significativo son: Cecidomyiidae, Syrphidae y Chamaemyiidae, las cuales incluyen especies que atacan áfidos y otras plagas herbívoras importantes. Algunas especies de estos grupos han sido de gran valor en el control biológico clásico de plagas exóticas.

Cecidomyiidae

Muchas especies de esta familia forman agallas. Sin embargo, algunas especies son depredadoras de áfidos, escamas, moscas blancas, thrips y ácaros. La especie que más se conoce es *Aphidoletes aphidimyza*, la cual se cría y vende para el control de áfidos en invernaderos (Meadow *et al.*, 1985). Además del uso de estos insectos como controladores biológicos aumentativos en sistemas cerrados, estos cecidomyidos también son depredadores de áfidos en cultivos al aire libre y su efectividad podría potencialmente incrementarse al establecer prácticas apropiadas de conservación de enemigos naturales (véase figura 4.29).

1. *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae). Díptero cuyas larvas son depredadoras efectivas de áfidos. Inicialmente se describió una nueva especie por cada presa diferente atacada, y al menos veinticuatro especies descritas antes se determinaron como *A. aphidimyza*.

Este insecto constituye un importante componente de los programas de control



Figura 4.29 Diptera Cecidomyiidae

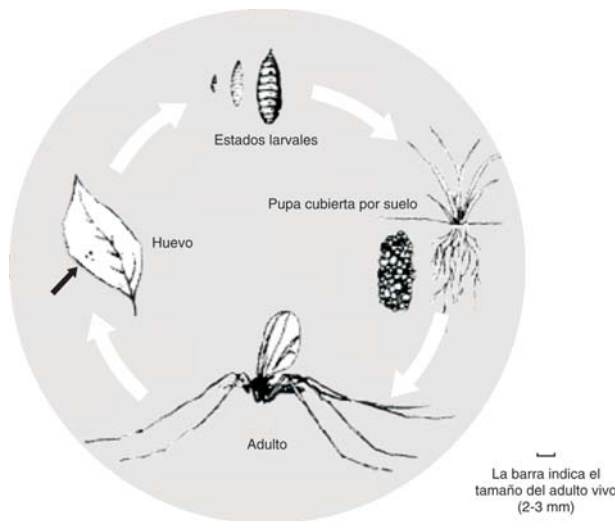


Figura 4.30 Ciclo de vida de *Aphidoletes aphidimyza*

biológico en invernaderos. Los adultos miden de 2 a 3 mm, poseen patas y antenas largas. Los huevos son de forma oval, diminutos (0,1 a 0,3 mm) y de color anaranjado. Las larvas, de color anaranjado, atraviesan por tres estadios y miden de 2 a 3 mm. Según la fuente de alimento su color puede variar de rojo a anaranjado brillante. Poseen unas mandíbulas muy fuertes con las que agarran a su presa. *A. aphidimyza* habita en casi todos los cultivos atacados por áfidos, entre ellos: col, papa, manzana, algodón, ornamentales y frutales. En los invernaderos este depredador se ha convertido en un importante agente de control biológico de áfidos. Pese a los pocos estudios de campo reportados, éstos indican un potencial enorme de *A. aphidimyza* para controlar áfidos en campo abierto. *A. aphidimyza* ataca a más de 60 especies de áfidos. Las

hembras viven de una a dos semanas, ponen sus huevos anaranjados en grupos, aproximadamente 70 entre los áfidos. Los huevos eclosionan de dos a cuatro días. Las larvas paralizan a los áfidos atacando las articulaciones de sus patas, luego absorben los fluidos corporales hasta dejarlos colapsados. Posteriormente, las larvas se lanzan al suelo para pupar; los adultos emergen de dos a tres semanas después. En el campo, las larvas se desarrollan de una a dos semanas, la pupación toma tres semanas. El ciclo de vida en campo dura de tres a seis semanas. Se producen de tres a seis generaciones por año (véase figura 4.30).

Los adultos vuelan por las noches y no se los ve con frecuencia; se alimentan de mielecilla y néctar. Pasan el invierno en estado larval dentro de capullos en el suelo. La pupación ocurre en la primavera. Los adultos emergen a finales de la primavera y se aparean justo después de emerger; son muy eficientes para localizar colonias de áfidos. Una larva requiere al menos siete áfidos para completar su desarrollo, pero consume hasta 80. Adicionalmente, las larvas matan más áfidos

de los que consumen. Programas de MIP (Manejo Integrado de Plagas) bajo invernadero en Canadá recomiendan el uso de *A. aphidimyza* conjuntamente con la avispa parasitoide *Aphidius matricaria* (Hymenoptera: Braconidae subfamilia: Aphidiinae) para el control de áfidos. La disminución en las horas luz conforme finaliza el verano puede inducir a estados de diapausa en estos insectos. Esto se revierte con el empleo de bombillas incandescentes de 100 W a intervalos de 22 m entre sí bajo invernadero. *A. aphidimyza* es nativo de Norteamérica, por eso resiste el invierno, aunque la mortalidad puede ser alta. La actividad del depredador se incrementa protegiéndolo de las altas temperaturas y vientos fuertes, así como brindándole un ambiente húmedo. En ambientes de invernadero, los adultos son más efectivos a temperaturas de 20 a 26°C. También necesitan una fuente constante de néctar o mielecilla. *Aphidoletes aphidimyza* se encuentra disponible en forma comercial. Los depredadores se distribuyen en estado pupal en sustratos como vermiculita o arena.

Syrphidae

Los adultos de muchas especies de syrphidos son de colores brillantes y se asemejan a avispas o abejas. Las moscas Syrphidae son los depredadores más comunes dentro del grupo de los dípteros. Cientos de especies se dan en Norteamérica y en el mundo existen aproximadamente 6.000 especies. Los syrphidos se conocen por ser importantes depredadores de algunas especies de áfidos (Hagen y Van den Bosch, 1968), y algunos se han introducido para controlar ciertas especies exóticas de áfidos. Los adultos poseen tamaño mediano, comúnmente tienen unas bandas amarillas y negras en el abdomen. Aunque muchas especies de syrphidos parecen abejas, éstos no pican. Los syrphidos se distinguen de las abejas porque sólo tienen un par de alas y por su forma de volar característica. Los huevos son ovales, diminutos (0,1 a 0,3 mm), de color blancuzco a gris, los cubre una superficie cruzada y los ponen individualmente cerca a las colonias de áfidos o de otras presas (véase figura 4.31).

Las larvas, de color verde, carecen de los característicos espiráculos anales proyectados. Usualmente presentan una cutícula más opaca, poseen mayor tamaño y son más coloreadas que los áfidos. Los adultos son activos durante todo el año en un



Figura 4.31 Diptera Syrphidae

clima moderado. Las larvas pasan por tres instares antes de empupar en la planta. La pupa, de color verde oscuro a café oscuro, posee forma de pera. Posteriormente emerge el adulto. Tienen varias generaciones por año.

En California, estos depredadores abundan en primavera y verano, pero muchas especies desaparecen por las condiciones extremas de calor en el verano y de frío en el invierno. Los adultos son fuertes voladores y tienen muy buena capacidad de búsqueda, se alimentan de néctar y polen, por tanto, pueden ser importantes polinizadores. Las larvas de las moscas Syrphidae se alimentan casi exclusivamente de insectos homópteros, en especial de áfidos. Las larvas de algunas especies de Syrphidae son plaga, como: *Merodon equestris* y *Eumerus* spp., las cuales atacan los bulbos de Narcisus y otras plantas ornamentales. Ciertos Syrphidos se alimentan de hongos o de materia orgánica en descomposición. La larva de algunas especies como *Toxomerus* spp. se alimenta principalmente de polen, pero también consumen áfidos y ácaros. Entre las especies más comunes como importantes depredadores de áfidos se encuentran en por lo menos catorce géneros, entre ellos están: *Allograpta*, *Eupeodes*, *Metasyrphus*, *Scaeva* y *Syrphus*.

Chamaemyiidae

La larva de muchas especies de esta familia son depredadores de áfidos, escamas y Pseudococcidae, además son importantes controladores naturales de ciertos áfidos plaga (por ejemplo, *Leucopis* sp. nr. *albipuncta*, el cual se alimenta de *Aphis pomi* (Homoptera: Aphididae) (Tracewski *et al.*, 1984). Algunas especies han sido introducidas en nuevas regiones para el control de plagas exóticas, por ejemplo, *Leucopis oscura* se introdujo en Canadá para controlar el áfido del pino *Pineus larvatus* (Homoptera: Aphididae) (Clausen, 1978).

Hymenoptera

Los grupos de depredadores más importantes en este orden incluyen hormigas (Formicidae) y dos familias de avispas (Vespidae y Sphecidae).

Formicidae

Esta familia contiene gran número de especies con hábitos herbívoros, descomponedores y depredadores (Holldobler y Wilson, 1990). Todas las hormigas son sociales y el número de individuos por colonia puede ser muy grande. Las hormigas depredadoras son un recurso enorme de predación no específica. Las especies de hormigas, incluyendo aquellas plagas como *Solenopsis invicta*, han mostrado eficacia en la supresión de plagas en forestales y cultivos agrícolas (Perfecto, 1990). La conservación de especies de hormigas nativas constituye un recurso importante para el control natural de plagas y su manipulación deliberada para el control de plagas en cítricos se practicó en China hace más de 1.900 años (Coulson *et al.*, 1982). Las especies de hormigas, como la hormiga argentina *Linepithema humile* (anteriormente

Iridomyrmex humilis), la cual protege y defiende la mielecilla (*honeydew*) que producen los Homoptera, interfieren con la acción de otros enemigos naturales, por ejemplo, parasitoides de escamas y áfidos.

Vespidae

La mayoría de los vespídeos son especies sociales de colores brillantes. Cuando son adultos capturan varios insectos, incluso muchas larvas de lepidópteros, como alimento para sus larvas. Los vespídeos poseen gran valor en la supresión de algunos insectos plaga, por ejemplo, el gusano cachón de la yuca *Erinnyis ello* (Lepidoptera: Sphingidae) (Belloti y Arias, 1977). Sin embargo, su acción no se dirige a una especie de plaga en particular. Se han hecho algunos esfuerzos para incrementar las densidades de avispas mediante la colocación de nidos en los campos de cultivo (Gillasp, 1971) como con las hormigas; pero, por sus grandes colonias y al amplio rango de especies presas que atacan, tienen el potencial de amenazar ciertas especies que no son plaga; por tanto, algunos invertebrados no deberían introducirse en áreas fuera de su rango nativo. Invasiones de avispas en Hawai y Nueva Zelanda representan un ejemplo concreto que demuestra el peligro que pueden tener algunos invertebrados y pájaros en peligro de extinción (Gambino *et al.*, 1990). Algunas avispas inmigrantes son actualmente objeto de programas de control biológico. Otra desventaja de este grupo como agentes de control biológico lo representa su manejo, pues pican fuertemente a la gente.

Sphecidae

Son avispas no sociales que se alimentan de un rango amplio de artrópodos, que incluye varias larvas de lepidópteros y arañas como alimento para sus larvas.

Lepidoptera

La vasta mayoría de especies de este orden son herbívoros o descomponedores. Sin embargo, los hábitos depredadores se encuentran en unas pocas especies de algunas familias. Las presas típicas son escamas, áfidos y otros insectos de movimientos lentos o sésiles. Las especies depredadoras se encuentran en por lo menos seis familias. Por ejemplo, algunas especies de Lycaenidae se alimentan de Pseudococcidae, Cicadellidae, Membracidae y larvas de Formicidae. *Feniseca tarquinius* se alimenta de áfidos y *Spalgis epius* ataca Pseudococcidae. Algunas especies de *Holcocera* en la familia Blastobasidae se alimentan de escamas Lecaniine. En la familia Heliodontidae, algunas especies de Australia y de la India como *Stathmopoda* se alimentan de cóccidos y *Euclimensia bassetella* es un depredador común de la escama *Allokermes galliformi* (Homoptera: Kermesidae). Otras familias con miembros depredadores incluyen: Psychidae, Olethreutidae, Pyralidae y Noctuidae. La especie de la familia Arctiidae *Amata pascus* es usada en China vía aumentación como depredador de la escama del bambú *Kuwanaspis pseudoleucaspsis* (Homoptera: Diaspididae) (Li, 1989).

Se han hecho algunos esfuerzos para usar lepidópteros depredadores como agentes introducidos de control, pero este orden ha sido de menor importancia comparado con Coleoptera, Diptera e Hymenoptera.

Orthoptera

Muchos ortópteros son herbívoros (la mayoría de grillos y langostas) o descomponedores (como las cucarachas). La única familia de hábitos depredadores consistentes es Mantidae. Esta familia es principalmente tropical, sin embargo, algunas especies se han introducido a nuevas regiones, por ejemplo, la mantis china, *Tenodera aridifolia sinensis*, y la mantis europea, *Mantis religiosa*, también se introdujeron a Estados Unidos. Aunque estos depredadores se crían y se venden en insectarios comerciales, no proporcionan un control efectivo después de su liberación.

Unas pocas especies de ortópteros de otras familias también son depredadores, como *Conocephalus saltator* (Orthoptera: Tettigonidae), la cual se alimenta de áfidos y escamas. En regiones tropicales, algunas especies de grillos son depredadores de plagas de arroz. En general, el valor de los ortópteros como agentes de control biológico es limitado.

Dermaptera

Se reconocen fácilmente por sus tenazas caudales. La mayoría son descomponedores, pero unas pocas especies son depredadores de áfidos y otros insectos de tamaño pequeño. Canecas llenas de pasto seco amarradas a los árboles se usan para incrementar exitosamente las poblaciones de estas tijeretas depredadoras de áfidos en sistemas de árboles frutales (Schonbeck, 1988).

Thysanoptera

La mayoría de los thrips son fitófagos, y algunas especies son plagas importantes en plantas cultivadas. Sin embargo, dos familias contienen especies depredadoras: Aleoarthripidae con la especie *Aleoarthrips fasciatus*, la cual se alimenta de thrips, áfidos y ácaros, y la familia Phlaeothripidae, con la especie *Leptothrips mali*, que se alimenta de ácaros, y *Aleurodothrips fasciapennis*, de moscas blancas. La importancia biológica de este grupo no se aprecia todavía.

Arácnidos depredadores de artrópodos

Ácaros depredadores

De las veintisiete o más familias del orden Acari que depredan o parasitan otros invertebrados, ocho presentan un gran potencial para el control biológico, entre éstas se encuentran Phytoseiidae, Stigmaeidae, Anystidae, Bdellidae, Cheyletidae, Hemisarcopidae, Laelapidae y Macrochelidae. De éstos, los Phytoseiidae son los

más importantes y conocidos. Otras familias pueden reconocerse como valiosas por el conocimiento de los hábitos que ha incrementado. Gerson y Smiley (1990) y Gerson (1992) proveen una excelente información de los grupos menos conocidos de estas familias, y en Jeppson *et al* (1975) se encuentran con más detalle datos de las familias depredadoras de ácaros mencionadas en esta sección.

Tanto adultos como inmaduros son depredadores. Los ácaros depredadores se encuentran entre los agentes más efectivos de control biológico disponibles comercialmente. Estos ácaros tienen el mismo tamaño que los ácaros plaga, usualmente poseen forma de gota, son de color rojo-anaranjado, café o bronce. Se mueven rápido a través de las colonias de ácaros plaga en busca de sus presas. Los huevos tienen forma oval, en contraste con los huevos de ácaros plaga que son esféricos. Los ácaros habitan en casi todos los cultivos atacados por ácaros plaga y trips. Combaten a todas las etapas de desarrollo de los ácaros plaga, trips (especialmente inmaduros) y a algunos otros insectos y huevos pequeños. Su ciclo de vida (huevo-adulto) dura de pocos días a algunas semanas, según la especie, la temperatura y la humedad. Las especies disponibles comercialmente poseen tasas altas de reproducción, su ciclo de vida es corto y se adaptan perfectamente al ciclo de vida de su presa. La mayoría de estos ácaros no soportan temperaturas en extremo frías como las del invierno.

Los ácaros depredadores alcanzan su presa en lugares inaccesibles para los agroquímicos. Se usan en varios países con excelentes resultados, tanto en cultivos bajo invernadero como en campo abierto. Algunas especies de ácaros depredadores, en particular *Phytoseiulus*, están entre los pocos agentes de control biológico que únicamente se alimentan de ácaros plaga; si no los encuentran, mueren de hambre.

Los ácaros depredadores se encuentran disponibles comercialmente. Se venden en estado ninfal y adulto, en sustratos como afrecho o vermiculita, con huevos de ácaros plaga como fuente de alimento para evitar el canibalismo. Se recomienda aplicar un poco de agua al follaje antes de la aplicación de los ácaros para permitir que el sustrato y los depredadores se adhieran al follaje.

Phytoseiidae. Esta familia se usa principalmente para el control de ácaros taquínidos. Las especies de phytoseiidos se han introducido extensivamente para el control biológico (McMurtry, 1982). Los métodos de conservación e incremento de depredadores nativos se han estudiado ampliamente en manzanos (Hoyt y Caltagirone, 1971), en uvas (*Vitis vinifera*) (Flaherty y Huffaker, 1970), fresas (*Fragaria x ananassa*) (Huffaker y Kennett, 1956) y otros cultivos. Algunas razas resistentes a pesticidas se aislaron y usaron para inocular en huertos de manzanas y otros cultivos donde de forma regular se aplicaban insecticidas (Croft y Barnes, 1971). Phytoseiidos criados masivamente en laboratorios están disponibles en el comercio y se usan en especial para el control de arañas rojas en invernaderos y otros cultivos en campos libres como fresas (Huffaker y Kennett, 1956; Vermeer, 1985; De Klerk y Ramakers, 1986). La fauna nativa de phytoseiidos se encuentra en muchos cultivos. Por ejemplo, se realizaron algunas búsquedas en Suramérica donde se identificaron aproximadamente 40 phytoseiidos asociados con el cultivo de yuca (Belloti *et al.*, 1987). Los recórd de Kreiter (1991) muestran que en Francia se encuentran 36 especies de phytoseiidos. Un entendimiento básico de la ecología de las especies de phytoseiidos resulta esencial para su uso exitoso e incluye la comprensión de la



Figura 4.32 *Phytoseiulus persimilis* (Acarina: Phytoseiidae)

ecología estacional, así como el movimiento dentro y fuera de los cultivos y en la vegetación circundante, el requerimiento de refugios para ubicarse especialmente durante las estaciones desfavorables para estos depredadores.

Entre las principales especies de ácaros depredadores en esta familia se encuentran:

1. *Phytoseiulus persimilis* (Acarina: Phytoseiidae). Esta especie es uno de los componentes más importantes del MIP dentro de invernaderos para el control de ácaros en cultivos de vegetales y ornamentales en Europa y Norteamérica. Este ácaro se introdujo accidentalmente a Alemania en 1958, después se implantó en California y Florida (véase figura 4.32).

En extremo pequeño (0,5 mm), *P. persimilis* se observa con lupa. De movimientos rápidos, tiene color rojo-anaranjado brillante, cuerpo en forma de pera y patas largas. Los estados inmaduros poseen color salmón pálido. Sus huevos ovales poseen el doble de tamaño que los de los ácaros plaga.

Nota: en el invierno *Tetranychus urticae* también adquiere color rojo, pero se diferencia de las otras especies de ácaros por las dos manchas oscuras en su abdomen. Se encuentra en invernaderos, jardines interiores y cultivos atacados por *Tetranychus urticae*.

P. persimilis se especializa en atacar a los ácaros de la subfamilia Tetranychinae, entre ellos a *T. urticae*. Sin embargo, también puede alimentarse de trips y es caníbal cuando su presa no está disponible. Los huevos de *P. persimilis* eclosionan de dos a tres días y, aunque la larva no se alimenta, las ninfas y adultos se alimentan de todas las etapas de su presa. Su ciclo de vida (huevo-adulto) dura de cinco (30°C) a veinticinco días (15°C). Las hembras ponen hasta 60 huevos durante 50 días (tiempo de vida) a una temperatura de 17 a 27°C. Debido a su naturaleza tropical, *P. persimilis* no atraviesa por una etapa de diapausa, por eso, se encuentra en actividad durante todo el año. Los adultos se alimentan de cinco a veinte huevos o ácaros por día. Poseen el mayor rango de consumo de ácaros plaga en relación con los otros ácaros de la familia Phytoseiidae. Sin embargo, por ser específicos en su alimentación deben disponer únicamente de ácaros plaga, de lo contrario se dispersan o mueren de hambre. Casi el 75% de invernaderos en Europa dependen de *P. persimilis* para el control de ácaros plaga. En California, la industria de fresas utiliza este depredador, conjuntamente con otro ácaro depredador *Neoseiulus* (*Amblyseius*) *californicus*, para controlar las infestaciones de ácaros plaga en los campos de fresas. También se emplea en jardines interiores y en conservatorios. *P. persimilis* es muy sensible a las variaciones de humedad y temperatura. Su desempeño resulta óptimo a una humedad superior al 80% y a una temperatura de 27°C. En temperaturas y humedad inferiores su desempeño se reduce considerablemente. Los ácaros de la familia Phytoseiidae emplean olores (kairomonas) asociados con las plantas infestadas de ácaros plaga para localizar a su presa. Por su voracidad, en la mayoría de los casos, *P. persimilis* aca-

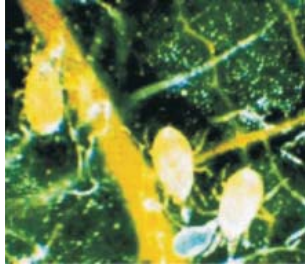


Figura 4.33 *Galendromus* (*Typhlodromus*, *Metaseiulus*) *occidentalis* (Acarina: Phytoseiidae)

ba con toda la población de ácaros plaga, por lo que debe reintroducirse eventualmente. Se requiere que la humedad relativa del ambiente sea mayor al 60% para que este depredador sobreviva. Se encuentra amplia disponibilidad de *P. persimilis*.

2. *Galendromus* (*Typhlodromus*, *Metaseiulus*) *occidentalis* (Acarina: Phytoseiidae). Los ácaros depredadores son importantes agentes de control biológico de los ácaros plaga en Norteamérica. *Galendromus occidentalis* es un agente de control biológico primario de ácaros plaga de muchos cultivos, especialmente manzana, ciruelo, durazno y cereza (véase figura 4.33).

G. occidentalis ataca a los siguientes ácaros plaga: ácaro de los cítricos *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae), *Tetranychus mcdanieli* (Acari: Tetranychidae), ácaro amarillo *Eotetranychus carpini boreales* (Acari: Tetranychidae), ácaro de la manzana y la pera *Aculus schlechtendali* (Acari: Eriophyidae), ácaro del ciruelo *Aculus fockeui* (Acari: Eriophyidae), *Phytoptus pyri* (Acari: Eriophyidae) y ácaro rojo europeo *Panonychus ulmi* (Acari: Tetranychidae).

G. occidentalis pasa el invierno en estado adulto, en la hojarasca y en la corteza de los árboles. Una vez que la temperatura empieza a incrementarse, aumenta su actividad y va en busca de su presa. Pone los huevos en el envés de las hojas. Su ciclo de vida (huevo-adulto) dura de seis a doce días, según la temperatura. Las hembras viven hasta treinta días y ponen veintiún huevos. *G. occidentalis* se reproduce muy rápido, por año puede producir de ocho a diez generaciones. La presencia constante de sus presas asegura una población estable de *G. occidentalis*. Un solo ácaro depredador y veinticinco ácaros plaga por hoja garantizan el control total de la plaga dentro de siete a diez días. *G. occidentalis* se encuentra disponible comercialmente, incluso existen cepas resistentes a algunos pesticidas.

3. *Neoseiulus* (*Amblyseius*) *fallacis* (Acarina: Phytoseiidae). Este ácaro depredador tiene una fuerte preferencia por los ácaros plaga. Es capaz de viajar de planta en planta en su búsqueda (véase figura 4.34).

Al emerger tienen color blanco, pero conforme se alimentan se tornan de color rojo o café. Los huevos con forma de pera, son casi transparentes y un poco más esféricos que los del ácaro rojo europeo. Las larvas también son transparentes y sólo pueden verse por medio del microscopio. *N. fallacis* habita en todos los cultivos atacados por ácaros, especialmente en cultivos de manzana, ciruelo, pera, durazno y cereza. *N. fallacis* prefiere alimentarse del ácaro rojo europeo *Panonychus ulmi* (Acari: Tetranychidae). También se alimenta de *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) y *Aculus schlechtendali* (Acari: Eriophyidae). Las hembras adultas preñadas de *N. fallacis* pasan el invierno en lugares protegidos del frío, bajo la hojarasca o en las grietas de troncos y ramas. Su actividad empieza en primavera, pero su número se reduce por la mortalidad invernal. Alcanzan su número normal en los meses de julio y agosto. Los adultos viven veinte días y ponen de 40 a 60 huevos por ciclo. Ponen los huevos en el envés de las hojas. Se producen de cua-



Figura 4.34 *Neoseiulus* (*Amblyseius*) *fallacis* (Acarina: Phytoseiidae)

tro a seis generaciones por año. *N. fallacis* es un voraz consumidor de ácaros plaga, por lo que su población se incrementa rápidamente en relación con su presa. Su ciclo de desarrollo toma tres veces menos tiempo que el de *G. pyri*. Sin embargo, cuando *N. fallacis* reduce la población de ácaros plaga, se traslada a otro sitio en busca de más presas; en cambio, *Galendromus pyri*, otro ácaro depredador, sobrevive con alimentos alternativos. La mortalidad de *N. fallacis* es más alta que la de *G. pyri* durante el invierno. Por tanto, se recomienda establecer una población mezclada de estos dos depredadores. El hábito de *N. fallacis* de pasar el invierno en grietas en los troncos y ramas y en la corteza de los árboles

puede aprovecharse para aplicar aceite agrícola en inicios de la primavera. Esto reduce significativamente el número de huevos del ácaro rojo europeo, sin afectar a las poblaciones de *N. fallacis*. El establecimiento de una población de *N. fallacis* que combata con eficacia a los ácaros plaga, toma cerca de tres años. *N. fallacis* se encuentra disponible comercialmente.

Stigmaeidae. Son depredadores de Eryophyidae, Tetranychidae y Tenuipalpidae. *Zetzellia mali* es una de las especies más importantes para el control de ácaros plaga en huertos de manzano en algunas áreas (Woolhouse y Harmsen 1984).

Anystidae. Una de las especies de esta familia usada con buen resultado en programas de control biológico es *Asistis salicinas*. Esta especie se introdujo del sur de Francia a Australia, donde redujo exitosamente las poblaciones del ácaro *Halotydeus destructor* (Acari: Pentheleidae) (Wallace, 1981).

Bdellidae. Temprano en la estación de verano en California, *Bdella longicornis* y otras especies son importantes depredadores de arañas rojas en uvas (Sorensen *et al.*, 1983). *Bdella lapidaria* mostró efectividad también para controlar un Collembola, plaga importante en Australia después de su introducción (Wallace, 1954).

Cheyletidae. *Cheyletus eruditus*. Se sugiere para el control de plagas de productos almacenados.

Hemisarcoptidae. Depredadores de escamas. Algunas especies importantes son: *Hemisarcoptes malus*, significativo depredador de *Lepidosaphes ulmi* (Homoptera: Diaspididae) en huertos de manzano en Norteamérica (Pickett, 1965), se introdujo a British Columbia, Canadá, donde controló esta plaga (LeRoux, 1971). *Hemisarcoptes coccophagus* se implantó en Nueva Zelanda, donde ha contribuido al control de la escama *Hemiberlesia latania* (Homoptera: Dispiddidae) en kiwi (*Actinida deleciosa*) (Hill *et al.*, 1993).

Laelapidae. En maíz, las poblaciones de *Androlaelaps* sp. y *Stratiolaelaps* sp. causaron 63% de mortalidad de los huevos del gusano de la raíz, *Diabrotica* spp. (Coleoptera: Chrysomelidae), en suelos fertilizados con estiércol animal (Chiang, 1970).

Macrochelidae. Especies de *Macrocheles* son importantes depredadores de huevos de moscas en estiércol (Axtell, 1963) (véase tabla 4.2).

Tabla 4.2 Otras especies de ácaros depredadores y sus correspondientes presas

Ácaros depredadores	Principales hospederos
<i>Galendromus</i> (<i>Typhlodromus</i>) <i>pyri</i>	<i>Panonychus ulmi</i> , <i>Tetranychus urticae</i> , <i>Aculus schlechtendali</i>
<i>Zetzellia mali</i>	<i>Panonychus ulmi</i> , <i>Tetranychus urticae</i> , <i>Aculus schlechtendali</i>
<i>Euseius tularensis</i>	<i>Panonychus citri</i> , <i>Scirtothrips citri</i> , <i>Tetranychus urticae</i>

Arañas

Entre los depredadores más ignorados y menos entendidos se encuentran las arañas, que tienen un gran efecto estabilizador en sus presas. Las arañas dependen de un complejo ensamble de presas. El resultado es una comunidad diversa de arañas que mantiene el control sobre una población de presas asociada sin llegar a extinguirla. De esta forma, las arañas funcionan como reguladores que limitan el crecimiento exponencial inicial de una población específica de presas (Riechert y Lockley, 1984).

Todas las arañas son depredadoras y algunas resultan venenosas para los humanos. Éstas se agrupan en 60 familias, pero su clasificación es aún incierta. Más de dieciocho diferentes sistemas de clasificación se han propuesto desde 1900. Una introducción sobre la morfología, ecología y fisiología de las arañas la proporciona Foelix (1982). La relación de las arañas con el control biológico la presentan Riechert y Lockley (1984). El rol de las arañas en el control biológico es diferente que el de los parasitoides, los cuales se usan extensivamente por medio de introducciones a nuevos lugares para el control de plagas exóticas. La mayoría de las arañas no poseen especificidad por las presas, pero sí muestran una especificidad por sus hábitats. Por

ello, se utilizan poco para la introducción en nuevas regiones con el fin de controlar plagas específicas, pero, por el contrario, se utilizan en sistemas agrícolas que usan prácticas que conserven las arañas nativas para la eliminación de algunos grupos de insectos plaga en los cultivos (véase figura 4.35). Riechert y Bishop (1990) documentan experimentalmente el impacto de las arañas en las plagas.

Algunas características de la biología de las arañas que influyen de forma im-

**Figura 4.35** Araña en actitud de ataque

portante en su acción como controladores biológicos incluyen: la habilidad de muchas especies para colonizar nuevas áreas por medio de vuelo suspendido, la cantidad relativa de arañas por unidad de área en el campo y la capacidad de respuesta de sus movimientos dentro y fuera de los cultivos para encontrar las condiciones óptimas de calor y humedad.

Entre las familias más importantes de arañas como depredadores se encuentran: *Agelenidae*. Estas arañas construyen telarañas en la vegetación con un tipo de embudo que converge a un punto, por ejemplo: *Tegenaria* spp.

Araneidae. Tejen telarañas aéreas, a veces con diseños circulares con patrones de ondas simétricas, por ejemplo: *Zygiella* spp.

Lycosidae. Estas arañas no elaboran telarañas, por el contrario, cazan libremente a sus presas en el hábitat, por ejemplo, *Artosa* spp., *Lycosa* spp. Ellas responden a las vibraciones de la presa potencial. Las arañas de esta familia han mostrado ser importantes en el control de las poblaciones del cicadélido café del arroz, *Nilaparvata lugens* (Homoptera: Delphacidae), su conservación es crítica en el manejo de plagas del arroz en Asia (Heinrichs *et al.*, 1982).

Thomisidae. Estas arañas son muy quietas, no tejen telarañas y no se movilizan en busca de la presa, cazan sus presas por sorpresa mediante emboscadas, por ejemplo: *Misumenoides* spp. Con frecuencia, eligen la vegetación, especialmente flores, como localidades donde esperan sus presas.

Salticidae. Arañas que responden fuertemente a los estímulos visuales y saltan sobre la presa, por ejemplo: *Heliophanus* spp. Éstas no tejen telarañas y son más activas en días soleados.

En Israel, la población de larvas de la plaga *Spodoptera littoralis* (Lepidoptera: Noctuidae) no desarrolló niveles dañinos en huertos de manzanos con árboles ocupados por arañas, mientras se observó un daño significativo en árboles donde la población de arañas se removió. Investigaciones posteriores revelaron que la actividad de las arañas produjo 98% en la reducción de la densidad larval. El descenso se dio por el consumo de presas por las arañas (64% de las larvas presentes) y el abandono por las larvas de las ramas ocupadas por arañas (34%). En la ausencia de arañas, las larvas abandonaban las ramas con una frecuencia de sólo 1,4%. En otro estudio, la presencia de especies de arañas de la familia *Linyphiidae* en parcelas experimentales determinó un daño significativamente menor en hojas causado por el gusano cortador *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae) que el observado en parcelas en las que la población de arañas se había removido. En este caso, el efecto depredador primario causó que las larvas abandonaran los árboles ocupados por arañas (Riechert y Lockley, 1984).

Particularidades de los depredadores

Sólo cerca de un tercio de las especies usadas en el control biológico han sido depredadores en vez de parasitoides. La razón de esta diferencia es que los depredadores pueden cambiar de presa cuando ésta se torna escasa y no son usualmente específicos como los parasitoides.

La depredación está bien difundida en la naturaleza y su uso en el control biológico es por medio de dos tipos: 1) los depredadores nativos pueden conservarse, y en algunos casos aumentarse mediante liberaciones periódicas de depredadores criados en laboratorio. Los depredadores nativos son importantes en la supresión de muchos organismos fitófagos, especialmente en un cultivo donde no se han aplicado pesticidas. 2) Los depredadores específicos pueden introducirse (y tal vez más tarde aumentarse) para el control de ciertas plagas, casi siempre exóticas.

En introducciones deliberadas de depredadores exóticos, especialmente para controlar plagas introducidas, el grupo más importante ha sido el de los Coccinellidae (mariquitas). Junto con los parasitoides Hymenoptera, los coccinélidos han probado ser invaluable y muy efectivos para controlar escamas y Pseudococcidae, en particular cuando las plagas alcanzan altas densidades. Otros tipos de depredadores usados en el control biológico clásico incluyen el chinche *Cyrtorhinus fulvus* (Hemiptera: Miridae) depredador de huevos de *Tarophagous prosperina* (Homoptera: Delphacidae), el cual ha sido muy efectivo en controlar esta plaga en Hawai y otras islas del Pacífico.

Muchos ácaros, especialmente de la familia Tetranychidae, son plagas importantes en todo el mundo, y en muchos casos llevan a un uso exagerado de pesticidas para su control. Varios depredadores, como ciertos phytoseidos, staphylinidos y coccinélidos, y a veces algunos thrips depredadores (por ejemplo, *Alelothrips* sp. y *Haplothrips* spp.) son importantes para el control de ácaros tetranychidos. Para el control de estos ácaros, el mal uso de pesticidas debe suspenderse, para que estos depredadores puedan sobrevivir y ejercer su influencia.

Los depredadores no son mutuamente exclusivos de los parasitoides. Ambos ejercen su efecto de forma complementaria. El control de plagas nativas involucra ambos: el parasitismo y la depredación. En los sistemas agrícolas, cuando la densidad de la presa alcanza un umbral mínimo, los depredadores se incrementan mediante liberaciones directas en los campos, como en el caso de *Chrysoperla carnea* (Neuroptera: Chrysopidae), varias especies de la familia Coccinellidae (Coleoptera), *Geocoris* (Hemiptera: Geocoridae), *Nabis* (Hemiptera: Nabidae) y ácaros *Phytoseiidae*, o se proporciona alimento suplementario (por ejemplo, soluciones azucaradas, polen, productos a base de levadura, etc.) para retener o atraer especies de depredadores específicos a los campos de cultivo (Huffaker y Messenger, 1976). Otra alternativa consiste en incrementar los recursos y las oportunidades ambientales para los depredadores, y esto se logra por medio de diseños diversificados de cultivos tanto en el tiempo como en el espacio (Altieri, 1994). De esta forma, se espera atraer a diferentes tipos de insectos, algunos de los cuales sirven como alimento alternativo para los insectos benéficos en el campo especialmente en épocas de bajas poblaciones de plagas. Así, varios insectos benéficos permanecen en el área y pueden alimentarse de las poblaciones de insectos plaga que comienzan a invadir el cultivo.

Hábitos alimenticios de los depredadores

Los insectos depredadores exhiben una gran variación en su rango de dieta. Algunos como vedalia, *Rodolia cardinalis* y *Chrysopa sloossonae* son altamente específicos y se

alimentan sólo de una especie de presa. Otros coccinélidos, como *Hippodamia convergens* y *Adalia bipunctata*, que se alimentan de áfidos, son estenófagos u oligófagos y restringen su alimentación a un rango de taxa relacionado. Finalmente, otros depredadores, por ejemplo el chinche *Podisus maculiventris* y el escarabajo *Coleomegilla maculata*, son polífagos y consumen una amplia variedad de presas y otros recursos diferentes como fluidos vegetales o polen. Vale la pena destacar que muchas especies con amplio rango de presas contienen biotipos y poblaciones que difieren en sus respuestas a la presa; los ejemplos incluyen arañas saltonas y constructoras de telarañas, y chrisopidos como *Chrysopa quadripunctata* (Tauber *et al.*, 1993). En ciertos casos, microorganismos simbióticos suministran nutrientes para reproducción o desarrollo. Por ejemplo, *Chrysoperla carnea* guarda levaduras (*Torulopsis*) en un divertículo esofágico agrandado; estas levaduras suministran aminoácidos esenciales que faltan en la dieta de estos chrisopidos (Hagen, 1987).

Los depredadores se clasifican de acuerdo con el estado del ciclo de vida de la presa que ellos atacan, por ejemplo, depredadores de huevos, buscadores activos de presas móviles (larvas o adultos), emboscadores o los que construyen redes para atrapar sus presas. Aunque estas categorías pueden dar una información general sobre el tipo de presa que toman, no tienen valor pronóstico en cuanto a la especificidad en la presa para especies individuales. En este sentido, posee significado, tanto teórico como práctico, que la filogenia del depredador constituye una clave importante para la preferencia por las presas y la amplitud de las presas que consumen. Un caso, entre los Coccinellidae, los Chilocorninae se alimentan de escamas (homópteros), la mayor parte de las especies de Coccinellinae son depredadores de áfidos y los Stethorinae se han especializado en especies de ácaros fitófagos (Gordon, 1985). Sin embargo, es crítico notar que especies hermanas pueden diferir en el rango de presas que toman dentro de su tipo preferido de presa; es el caso de especies hermanas que incluyen un generalista y uno especializado al alimentarse de áfidos. Por tanto, debe tenerse cuidado al usar las relaciones filogenéticas para establecer generalidades sobre la amplitud de presas de taxa específicas.

Métodos para determinar el rango de presas

Uno de los principales retos en los programas de MIP consiste en evaluar la acción de los agentes de control biológico. A diferencia de los parasitoides que dejan los exoesqueletos de sus hospederos, los depredadores a menudo no dejan pistas después de que se alimentan. Desde hace tiempo se usa la observación y el análisis del intestino para determinar qué comen los depredadores. Para los depredadores de tipo masticador, el análisis de las heces indica cuáles fueron las presas en la dieta. Recientemente se ha avanzado de forma considerable en el desarrollo de técnicas serológicas para identificar cuáles depredadores se alimentan de las especies objetivo en el campo; análisis tipo Elisa y punto inmunológico son relativamente rápidos, económicos y fáciles de interpretar. Aunque la cuantificación de las presas consumidas presenta problemas técnicos significativos, las pruebas son útiles para determinar depredadores claves dentro de sistemas agrícolas y para evaluar la eficacia del incremento de agentes de control biológico.

Elementos de la especificidad en las presas

Los depredadores capaces de consumir una dieta muy calórica (por ejemplo, en el laboratorio) a menudo consumen un rango de alimentos mucho más estrecho. Como en el caso de los herbívoros y los parasitoides, en los depredadores la amplitud de la dieta resulta de la interacción de diversos factores fisiológicos, ecológicos y de comportamiento: a) la disponibilidad relativa de tipos específicos de presas, b) el comportamiento de búsqueda de alimento de los depredadores, c) la disponibilidad de presas y d) el riesgo de predación u otros factores de mortalidad asociados con la obtención de presas (Price, 1981; Endler, 1991; Begon *et al.*, 1996). En muchos casos el comportamiento parental, especialmente el comportamiento de oviposición, juega un papel crucial para determinar la presa disponible para larvas depredadoras. Para revisiones completas de los factores que influyen en la búsqueda de alimentos en depredadores invertebrados, se incluyen insectos depredadores tanto terrestres como acuáticos, ácaros Phytoseiidae y arañas (Hagen, 1987; McMurtry, 1982; Richert y Lockley, 1984).

Los factores básicos que influyen en el proceso de predación son:

- Densidad de presas
- Densidad de depredadores
- Características del medio ambiente (número y variedad de alternativas de alimentación)
- Características de la presa (mecanismos de defensa)
- Características del depredador (método de ataque)

Para describir las interacciones en el proceso de predación se emplean modelos matemáticos, en el caso de generaciones separadas se origina un equilibrio estable de la población del depredador y la presa; si las generaciones son continuas se dan oscilaciones regulares de las poblaciones (Krebs, 1985). En el sistema depredador-presa ambos interactúan de manera compleja para determinar su abundancia. En ensayos de laboratorio se describen las propiedades de la eficacia del depredador, pero resulta difícil predecir si los depredadores son agentes adecuados de control de presas o plagas de insectos (control biológico), a menos que se efectúen pruebas de campo. Sin embargo, ejemplos evidentes del impacto de los depredadores se han logrado desde los años treinta en el control de plagas de insectos, cuando los entomólogos introdujeron una variedad de insectos depredadores para reducir las infestaciones de plagas (Taylor, 1984).

Disponibilidad de presas

Ésta puede determinarse si el depredador entra o permanece en un hábitat, lo mismo que el tipo de presa y los números relativos de presas que consume el depredador. Se dice que un depredador muestra preferencia por un tipo específico de presa si el porcentaje de tal tipo de presa en su dieta es mayor que la proporción de presa disponible. Aunque la preferencia de algunos depredadores por la presa es fija (se mantiene independiente de la disponibilidad relativa en el medio ambiente), otros

depredadores cambian a especies de presas más comunes. La estación también constituye uno de los principales determinantes de la especificidad en la presa. Los depredadores muestran varias adaptaciones a bajas densidades de la presa, estas incluyen: cambio en niveles tróficos (por ejemplo, predación intragremial, canibalismo), movimiento a áreas con densidades de presas más altas, cambiar a una presa nueva y entrar en una latencia mediada por la presa (Tauber *et al.*, 1993).

Comportamiento de depredadores en la búsqueda de alimento

Para hallar presas, los depredadores adultos usan varias acciones, lo que incluye productos químicos volátiles tanto de las plantas como de los insectos. El papel de las pistas químicas en la localización de la presa se comprende relativamente bien para los chrysopidos *Chrysoperla carnea* (Hagen, 1987). Una mezcla compleja de sustancias volátiles (un atrayente y un interruptor) inducen a los adultos de *C. carnea* a volar viento arriba, hacia una fuente de alimento, y cuando llegan a éste cesan el movimiento y ovipositan. Uno de los productos químicos volátiles es un metabolito del triptófano oxidado (posiblemente acetaldehído indólico), el cual ocurre en la miel producida por los áfidos. Además, para que los adultos respondan al triptófano en la miel, antes deben percibir una sinomona volátil de las plantas, el cariofileno, una sustancia volátil relativamente común de las plantas de alfalfa y algodónero. Conocer la influencia de estos compuestos en el comportamiento de los depredadores constituye una base sólida para la manipulación de estos enemigos naturales en el campo. La aplicación de estos compuestos atrae gran número de Chrysopidos a campos de papa y algodón. Varias especies de escarabajos depredadores y arañas bola también usan pistas químicas (terpenos vegetales, feromonas de las presas o mezclas de terpenos y feromonas) para encontrar sus presas. Depredadores larvales han desarrollado varias formas de localizar y reconocer su presa: respuestas fototácticas o geotácticas, visión, olfateo, detección del sonido o vibración y contacto. Por ejemplo, ácaros depredadores usan pistas químicas para encontrar sus presas (Sabelis, 1992). El comportamiento de búsqueda puede alterarse al encontrar la presa; después de haber hecho contacto con la presa algunos depredadores larvales cambian de movimientos lineales a una búsqueda intensa en el área. La experiencia previa de un depredador (aprendizaje) también influye en su comportamiento de búsqueda, lo mismo que en el tipo y proporción de presa que consumen. Asimismo, la estructura de la planta afecta el patrón de los movimientos del depredador. Especies y biotipos de depredadores pueden diferir radicalmente en sus asociaciones con los hábitats y microhábitats que escogen. Por ejemplo, ciertos Coccinellidae se presentan en el dosel de las plantas, mientras que otros viven en áreas más cercanas al suelo (Hodek 1993). *Chrysoperla rufilabris* prefiere los hábitats húmedos, mientras que *C. carnea* se adapta bien a situaciones secas. Estas diferencias en asociaciones de hábitat se reflejan en la presa disponible para los depredadores y son un factor muy importante en la escogencia de la especie o biotipo que va a usarse en situaciones específicas de control biológico.

Aceptación de la presa

Después de que el depredador descubre la presa, debe perseguirla, dominarla y consumirla. Estas tres funciones constituyen el tiempo de manejo del depredador, un determinante muy importante en la amplitud de presas que consume (Begon *et al.*, 1996). Por definición, los depredadores generalistas atacan, dominan y consumen un amplio rango de las especies presa que encuentran. Varios factores fisiológicos y morfológicos influyen en la aceptación de la presa (Hagen, 1987). Un factor físico característico lo representa el tamaño de la presa. Después del contacto con una presa potencial, las características de la cutícula o la presencia de ceras pueden afectar la respuesta del depredador a la presa. Por ejemplo, la aceptación de la presa por el escarabajo vedalia *Rodalia cardinalis*, el cual tiene una amplitud de dieta muy restringida, parece influenciada por la textura cerosa de su presa, la escama algodonosa *Icerya purchasi* (Hagen, 1987). Las defensas de la presa (por ejemplo: químicas, morfológicas, de comportamiento) determinan si un depredador acepta o rechaza la presa. Algunas presas (por ejemplo los áfidos) patean, corren, se dejan caer, vuelan o exudan productos químicos nocivos cuando los depredadores se les acercan. Algunas veces, los productos químicos inducen a los depredadores a vomitar. Endler (1991) presenta las interacciones defensivas entre depredadores y sus presas.

Aptitud de la presa

Si ciertos tipos de presas resultan inapropiados (por ejemplo, tienen una baja calidad nutricional para el depredador) en últimas el depredador puede rechazarlos, o continuar alimentándose, pero con efectos perjudiciales. Los efectos negativos incluyen reducción (según tipo presa) en las tasas de desarrollo, reproducción o supervivencia. Por ejemplo, varias especies de coccinélidos y chrisópidos exhiben un desarrollo lento y menor fecundidad cuando consumen áfidos de calidad subóptima. En algunos casos, los depredadores continúan alimentándose cuando la presa contiene toxinas, lo cual resulta en la muerte del depredador. La aptitud de la presa puede o no ser la misma para adultos e inmaduros. Por ejemplo, el desarrollo exitoso y la reproducción del chrisopido *C. slosonae*, requiere que tanto larvas como adultos se alimenten de la presa específica del depredador (el áfido lanoso del aliso). Se han realizado muchos estudios sobre el valor nutricional (dietético) requerido por los depredadores; sin embargo, pese a estos estudios, relativamente pocos depredadores de insectos se crían en masa con éxito, y menos aun criarse con dietas artificiales (Hagen, 1987). El desarrollo de dietas artificiales para la cría de depredadores es un área de gran importancia y necesaria para el desarrollo futuro del control biológico.

Enemigos naturales asociados con la presa

Virtualmente todos los animales son vulnerables a enemigos naturales; los mismos depredadores activos a menudo presentan un alto riesgo de detección y ataque por parasitoides u otros depredadores. Entonces, un importante determinante de

la amplitud de la dieta es el rango y abundancia de los enemigos naturales que están asociados con la fuente de alimento del depredador (Endler, 1991). Algunos depredadores no usan defensas contra otros depredadores, lo que incluye quedarse inmóvil, vivir en sitios protegidos (depredadores emboscadores, como las larvas de la hormiga león que viven en agujeros), coloración críptica y polimorfismos (arañas hawaianas y larvas de alas de encaje crisopidos), mimetismo (avispa que imitan a mantispidos), escape, comportamiento amenazador y exudados químicos dañinos (Endler, 1991). La evolución de las defensas de un depredador contra enemigos naturales puede resultar en un compromiso en términos de una reducción en el tiempo o en la eficiencia en la búsqueda, el ataque, el consumo y el metabolismo de la presa.

Evolución y predictibilidad de la especificidad en la presa

La estabilidad en las interacciones depredador-presa constituye un asunto vital en MIP. Para evaluar la persistencia a largo plazo de la especificidad de la presa debe comprenderse la variación genética y las asociaciones evolutivas depredador-presa. Tal comprensión requiere análisis de las características de comportamiento, fisiológicas, fenológicas y otras que sirven de base en las interacciones con la presa, lo mismo que estudios experimentales comparativos de los depredadores dentro de un contexto filogenético. En contraste con los herbívoros, existen muy pocos estudios de tal clase para insectos depredadores. Dichos estudios mejorarían aún más el desarrollo del MIP.

Variación genética en las interacciones depredador-presa

Se han examinado sólo para unos pocos depredadores artrópodos: la araña *Agelenopsis aptera* y la alas de encaje *Chrysopa quadripunctata*. Para las dos especies, las diferencias en los comportamientos tanto de búsqueda del alimento como en el defensivo se relacionan con la variación en la disponibilidad de la presa y los riesgos de predación en los hábitats (Tauber *et al.*, 1993). En el caso de la alas de encaje, la expresión de la variación genética en la búsqueda de alimento y el comportamiento defensivo se incrementa por altos niveles de repeticiones individuales del comportamiento, aun después de que las larvas depredadoras han mudado dos veces (Tauber *et al.*, 1993). La variación genética en las asociaciones estacionales y de hábitat entre poblaciones de *Chrysoperla carnea* también se han estudiado; la importancia de la variación genética para el control biológico y el MIP la estudiaron Tauber *et al.* (1993) y Luck *et al.* (1995).

Relaciones filogenéticas

Un método efectivo para analizar la evolución y estabilidad de las asociaciones de alimentos en insectos consiste en conducir estudios comparativos entre taxa relacionados filogenéticamente. Tal enfoque ha revelado tanto patrones como procesos

en la evolución de las asociaciones de insectos herbívoros con plantas. En marcado contraste, el vínculo entre la filogenia y las asociaciones de depredadores con las presas permanece relativamente inexplorado en especial porque las relaciones filogenéticas dentro de la mayor parte de los grupos de insectos depredadores se conocen muy poco. Sin embargo, algunos estudios comparativos más o menos recientes con sírfidos y crisópidos han usado una base filogenética para investigar la evolución y estabilidad de asociaciones específicas depredador-presa. Tales estudios tienen una fuerte base e implicaciones prácticas. Dentro de las moscas revoloteadoras (Diptera: Syrphidae), se cree que la subfamilia Syrphinae es un grupo monofilético, y todas las especies descritas son depredadoras. Gilbert *et al.* (1994) probaron varias hipótesis en relación con la especialización del rango de presas usando un marco filogenético, los datos de los censos de poblaciones a largo plazo y los datos comparativos sobre características morfológicas (por ejemplo, el tamaño del cuerpo, el tamaño y el número de los huevos). Para depredadores de áfidos en los Syrphinae, los datos no apoyan las predicciones de que los depredadores especializados ponen menos huevos, pero de mayor tamaño, o que los adultos de depredadores especializados tienden a ser grandes. Los resultados indican que la especialización es una característica derivada en los Syrphinae y que la estabilidad a largo plazo de las poblaciones de Syrphinae especialistas resulta similar a la de los generalistas.

Investigaciones de base filogenética examinaron la evolución y estabilidad de la especialización en la presa en los Chrysopidae. Se considera que la familia es monofilética, pero las relaciones dentro de la tribu Chrysopini, la cual contiene la mayor parte de las especies que se usan en control biológico, necesita mayor estudio (Tauber y Adams, 1990). Datos experimentales comparativos de un par de especies hermanas (*C. quadripunctata*, un generalista, y *C. slossonae*, un especialista derivado) demostraron que la evolución de la especialización en la presa tiene un proceso de tres pasos (Tauber *et al.*, 1993): 1) el establecimiento de una población de depredadores en un alimento nuevo involucra variabilidad genética o plasticidad fenotípica en el uso de la presa; 2) la adaptación a la presa específica puede involucrar características de comportamiento, fisiológicas, morfológicas o fenológicas. A diferencia de los Syrphinae, la evolución de la especialización en la presa en *Chrysopa* se asocia con el mayor tamaño de los huevos, fecundidad reducida y aumento del tamaño del cuerpo, que también son importantes compromisos entre las tendencias (Albuquerque *et al.*, 1997); y 3) el mantenimiento de la especialización en la presa requiere la evolución de un aislamiento reproductivo entre las poblaciones ancestral y derivada. En el caso de *C. quadripunctata* y *C. slossonae*, este paso incluye la evolución de asincronía estacional, tal vez requisitos específicos de la presa para el apareamiento y una barrera precigótica de postapareamiento a la fertilización (Albuquerque *et al.*, 1996). Dadas las grandes diferencias y el alto grado de aislamiento reproductivo entre las especies hermanas generalista y especialista, en el caso de *C. slossonae* la especialización en la presa parece estable.

Parasitoides: características biológicas, rol e impacto

Los parasitoides son parásitos en sus estados inmaduros, pero en estado adulto son

libres. A diferencia de los parásitos, los parasitoides siempre matan a sus huéspedes; sin embargo, el huésped puede completar la mayoría de su ciclo de vida antes de morir.

Los insectos parasitoides tienen un ciclo de vida inmaduro que se desarrolla dentro o fuera de su hospedero, el cual finalmente muere, de ahí el valor de los parasitoides como enemigos naturales. La mayoría de los insectos parasitoides atacan únicamente a una determinada etapa del ciclo de vida de una o varias especies relacionadas del hospedero. El parasitoide inmaduro se desarrolla dentro o fuera del insecto plaga, alimentándose de sus fluidos corporales y de sus órganos. El parasitoide emerge para pupar o bien en estado adulto. El ciclo de vida del insecto plaga en general coincide con el del parasitoide. Como se observa en la figura 4.36, el adulto de una microavispa pone un huevo dentro de un áfido adulto, y luego de este huevo emerge una larva que se alimenta internamente en el cuerpo del pulgón hasta provocarle la muerte. El pulgón muerto queda en estado momificado y de él emerge un parasitoide adulto.

El ciclo de vida y los hábitos reproductivos de los parasitoides suelen ser muy complejos. En algunas especies sólo un individuo crece dentro de su hospedero. En otros casos, cientos de larvas jóvenes se desarrollan dentro del insecto plaga.

Un parasitoide necesita de un huésped para completar su ciclo de vida. El adulto madura y el huésped muere. El resultado es básicamente que el huésped (que puede ser plaga) pierde y el enemigo natural gana. Éste es el balance en favor de la población del parasitoide, la cual se incrementa, y la base del control biológico.

Como adultos, la mayoría de los parasitoides buscan su huésped y ponen sus huevos en él o cerca de él. Algunos huéspedes mueren sin haber sido parasitados, simplemente al tratar de introducir el ovipositor, el parasitoide mata al huésped y toma el exudado de la hemolinfa como recurso nutritivo. Los parasitoides son usualmente muy específicos, aunque algunos de ellos atacan huevos de varias especies de lepidópteros, como la avispa *Trichogramma* spp. (Hymenoptera: Trichogrammatidae).

Adicionalmente, a algunos parasitoides los atacan otros parasitoides (véase tabla 4.3). Este fenómeno que se conoce como *hiperparasitismo* y reduce considerablemente la efectividad de algunas especies benéficas.

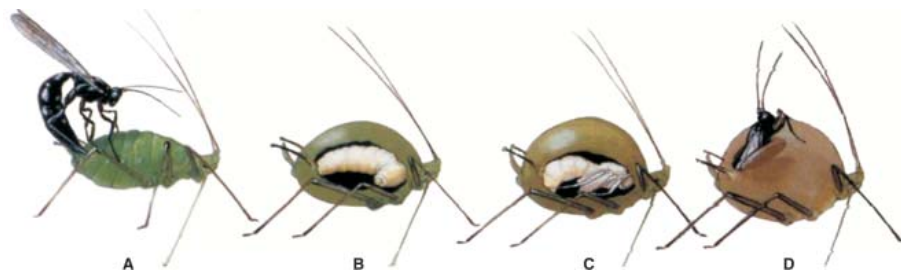


Figura 4.36 Esquema del mecanismo de ataque de los parasitoides sobre los áfidos

Tabla 4.3 Principales características de los insectos parasitoides

-
- Son específicos en cuanto a su hospedero.
 - Son más pequeños que su hospedero.
 - Únicamente la hembra busca al hospedero.
 - Varias especies diferentes de parasitoides pueden atacar las diferentes etapas del ciclo de vida del hospedero.
 - Los huevos o larvas de los parasitoides son puestos cerca, dentro o en la superficie del hospedero.
 - Los estados inmaduros se desarrollan dentro o fuera del hospedero.
 - Los adultos son de vida libre y también pueden ser depredadores.
 - Los estados inmaduros casi siempre matan al hospedero.
 - Los adultos requieren de polen y néctar como alimento suplementario.
-

Cerca del 15% de todos los insectos son parásitos (Askew, 1971). Como quizás existen más de un millón de especies de insectos, aproximadamente 150.000 especies son potenciales agentes de control biológico. Cerca de dos tercios de los enemigos naturales introducidos en programas de control biológico han sido parasitoides pertenecientes al orden Hymenoptera y en menor grado en el orden Diptera. (Hall y Ehler, 1979, Greathead, 1986). Mientras el uso de parasitoides comprende al menos veintiséis familias, ciertos grupos presentan la mayoría de especies empleadas en los proyectos de control biológico. Por ejemplo, el grupo más usado dentro de los Hymenoptera ha sido de las familias Braconidae e Ichneumonidae de la superfamilia Ichneumonoidea y Eulophidae, Pteromalidae, Encyrtidae y Aphelinidae en la superfamilia Chalcidoidea (véase tabla 4.4). Además de constituir importantes agentes de control biológico, estos grupos también juegan un papel importante como factores de mortalidad para muchos insectos bajo condiciones naturales. En el orden Diptera el grupo más empleado ha sido la familia Tachinidae (Greathead, 1986).

No todos los parasitoides necesariamente provienen de estos grupos, sin embargo, estas familias han jugado papeles importantes en los proyectos de control biológico, por ejemplo, algunos parasitoides también se encuentran en los órdenes Strepsiptera y Coleoptera (algunos miembros de las familias Staphylinidae, Meloidae, Rhipiphoridae), aunque el parasitismo no caracteriza el orden Coleoptera (Askew 1971).

Comportamiento de los parasitoides

La mayoría de los insectos que parasitan a otros insectos son parasitoides (*protelean*). Por ejemplo, son parasitoides sólo en su estado inmaduro (larval) y llevan una vida libre en su estado adulto. Usualmente consumen todo o casi todo el cuerpo de su huésped y luego pupan, ya sea al interior o al exterior del huésped. El parasitoide adulto emerge de la pupa y se inicia así la próxima generación que busca activamente nuevos huéspedes para poner sus huevos. La mayoría de los parasitoides adultos requieren de alimento suplementario, como miel, polen o néctar. Muchos se alimen-

Tabla 4.4 Número de veces que varios parasitoides se han establecido en programas de control biológico en familias donde por lo menos una especie ha sido introducida

	<i>N.º de géneros de parasitoides</i>	<i>N.º de especies de parasitoides</i>	<i>N.º de espe- cies de plaga</i>	<i>N.º de oca- siones</i>	<i>N.º de casos de control efectivo</i>
<i>Hymenoptera</i>					
<i>Evanoidea</i>					
Stephanidae	1	1	1	1	-
<i>Ichneumonoidea</i>					
Braconidae	23	66	59	158	53
Ichneumonidae	30	45	28	72	22
<i>Proctotrupoidea</i>					
Proctotrupidae	-	-	-	-	-
Scelionidae	4	12	11	23	6
Platygasteridae	4	7	6	12	5
Diapriidae	-	-	-	-	-
Cynipoidea	3	4	4	7	1
<i>Chalcidoidea</i>					
Trichogrammatidae	2	12	12	24	-
Eulophidae	21	36	47	72	23
Mymaridae	4	7	9	15	9
Chalcididae	2	3	2	4	-
Eurytomidae	-	-	-	-	-
Torymidae	1	1	1	2	-
Pteromalidae	15	26	221	49	17
Encyrtidae	34	61	401	132	53
Aphelinidae	13	59	32	185	90
Eupelmidae	2	4	3	4	-
<i>Bethyloidea</i>					
Bethylidae	2	2	2	3	-
Dryinidae	2	2	1	2	-
Scolioidea	3	13	10	21	3
<i>Diptera</i>					
Pyrgotidae	-	-	-	-	-
Cryptochetidae	1	2	2	5	5
Tachinidae	27	30	27	69	35
Muscidae (<i>Acridomyia</i>)	-	-	-	-	-
Sarcophagidae	-	-	-	-	-
Stresiptera	-	-	-	-	-
Total	194	393	2.471*	860	216*

Nota: Los totales* se reducen porque más de un parasitoide se ha establecido para el mismo huésped en un mismo país.

Fuente: (Greathead, 1986a)

tan de los fluidos del cuerpo de sus huéspedes, como lo mencionamos antes. Otros como adultos requieren sólo de agua (DeBach y Rossen, 1991).

Los parasitoides pueden categorizarse como ectoparasitoides, que se alimentan externamente de sus huéspedes, y como endoparasitoides, que se alimentan internamente. Los parasitoides pueden tener una generación (univoltinos) por una generación del huésped, o dos o más generaciones (multivoltinos) por cada una de los huéspedes. El ciclo de vida de los parasitoides es usualmente corto, algunos alcanzan desde diez días hasta cuatro semanas más o menos a mediados del verano, pero en correspondencia los ciclos son más largos en clima frío (véase tabla 4.5).

Tabla 4.5 Tipos de parasitoides

<i>Ectoparasitoide</i>	<i>Endoparasitoide</i>	<i>Simple o primario</i>	<i>Múltiple</i>
Ponen sus huevos sobre la superficie de sus hospederos.	Ponen sus huevos dentro del cuerpo de su huésped.	El desarrollo de una sola especie a expensas de un huésped.	Cuando dos o más especies de parasitoides primarios atacan un solo huésped.
<i>Parasitoide solitario</i>	<i>Parasitoide gregario</i>		
Si de cada huésped se desarrolla un solo parasitoide.	Se desarrolla más de un parasitoide de una especie en un solo huésped.		

<i>Parasitoide simple o primario</i>	<i>Parasitoide secundario</i>	<i>Parasitoide monófago</i>	<i>Parasitoide oligófago</i>	<i>Parasitoide polífago</i>
Los que atacan insectos que no son parasitoides.	Cuando su huésped es un insecto parasitoide primario.	Ataca a una sola especie de insecto.	Ataca a un número pequeño de especies.	Ataca a muchas especies diferentes.

El ciclo de vida y el comportamiento de los parasitoides determinan su éxito como agentes de control biológico. Los siguientes términos describen el modo de vida típico de parasitoides:

- **Hiperparasitismo.** Parasitismo de un parasitoide por otro. Un ejemplo de éste se da en la cadena alimenticia: *Erinnyis ello* (Lepidoptera: Sphingidae) (huésped) *Cryptophion* sp. (Hymenoptera: Ichneumonidae) (parasitoide) *Spilochalcis* sp. (Hymenoptera: Chalcididae) (hiperparasitoide) (véase figura 4.8, en p. 36).
- **Multiparasitismo.** Parasitismo del mismo huésped por más de una especie de parasitoide. En general dos especies no se toleran entre sí, y usualmente una es eliminada. La ocurrencia de dos parasitoides en el mismo huésped constituye con frecuencia un hecho fortuito, pero cuando un parasitoide selecciona una especie que ya está parasitada, esto se conoce como cleptoparasitismo.
- **Superparasitismo.** Parasitismo de un huésped por más de un parasitoide joven de la misma especie que el huésped puede soportar. Esto ocurre cuando la población del huésped es relativamente baja comparada con la del parasitoide.

Con frecuencia existe competencia entre los parasitoides jóvenes en el huésped. Algunas veces todos los parasitoides sobreviven hasta la madurez y emergen como adultos más pequeños de lo normal. Esto sucede con *Chetogena floridensis* (Diptera: Tachinidae), otro enemigo natural de *Erinnyis ello*, plaga de la yuca.

- Endoparasitoide. Un parasitoide que se desarrolla dentro del huésped. Dos parasitoides de *Erinnyis ello*, (*Cryptophion* y *Chetogena*) mencionados antes, se consideran endoparasitoides.

- Ectoparasitoide. Parasitoide que se desarrolla fuera de su huésped y obtiene nutrición por penetración a la pared del cuerpo de su huésped. Un ejemplo de este tipo de ectoparasitoides son las especies de *Aphytis* (Hymenoptera: Aphelinidae) que atacan la escama roja.

- Parasitoide solitario. Un solo parasitoide por un solo huésped, por ejemplo *Cryptophion*.

- Parasitoide gregario. Un parasitoide joven que vive al lado de otros (del mismo padre) en un solo huésped. *Euplectrus* sp. (Hymenoptera: Eulophidae), otro parasitoide de *Erinnyis ello*, es gregario en un grupo de por lo menos 90 cocuns, los cuales pueden encontrarse afuera del huésped que está muriendo.

Los insectos depredadores matan o inhabilitan de inmediato a su presa; en cambio, los insectos plaga atacados por los parasitoides mueren de forma más lenta. Algunos huéspedes son paralizados, mientras otros continúan alimentándose y poniendo huevos antes de sucumbir al ataque. Los parasitoides completan su ciclo de vida más rápido que los depredadores.

Los parasitoides pueden considerarse los enemigos naturales dominantes y más efectivos de algunos insectos plaga, pero su presencia puede no ser obvia. En muchas ocasiones, es necesario determinar su diseminación, así como recoger muestras de los insectos plaga para observar si son atacados y emergen individuos adultos (véase figura 4.37).

Los parasitoides se clasifican como koinobiontes o idiobiontes, según el lugar donde se desarrollen: dentro del huésped vivo, en huéspedes móviles o dentro de huéspedes muertos o paralizados. Los parasitoides idiobiontes son aquellos que interrumpen el desarrollo del hospedero para permitir que los parasitoides inmaduros se alimenten de él. Existen algunas características relacionadas con esta particularidad:

- Ectoparasitismo. Los ectoparásitos se alimentan de su hospedero externamente, aferrándose a los tegumentos del huésped. Estos parasitoides no dependen de la endocrinología del hospedero (cambios hormonales) y se comportan casi como depredadores, con la diferencia de que ellos necesitan sólo de un hospedero para completar su desarrollo. Los endoparásitos se desarrollan en el interior del hospedero.

- Cancelación del hospedero. Se refiere a los hospederos que viven dentro de los tejidos o cavidades de las plantas. En general, un hospedero se considera cancelado si existe una barrera entre él y el exterior. Muchos parasitoides de hospederos cancelados, entre ellos *Catolaccus grandis* (Hymenoptera: Pteromalidae), no reconocen al hospedero si no existe una barrera entre ellos. Es un requisito que los hospederos se encuentren protegidos por una barrera porque éstos son

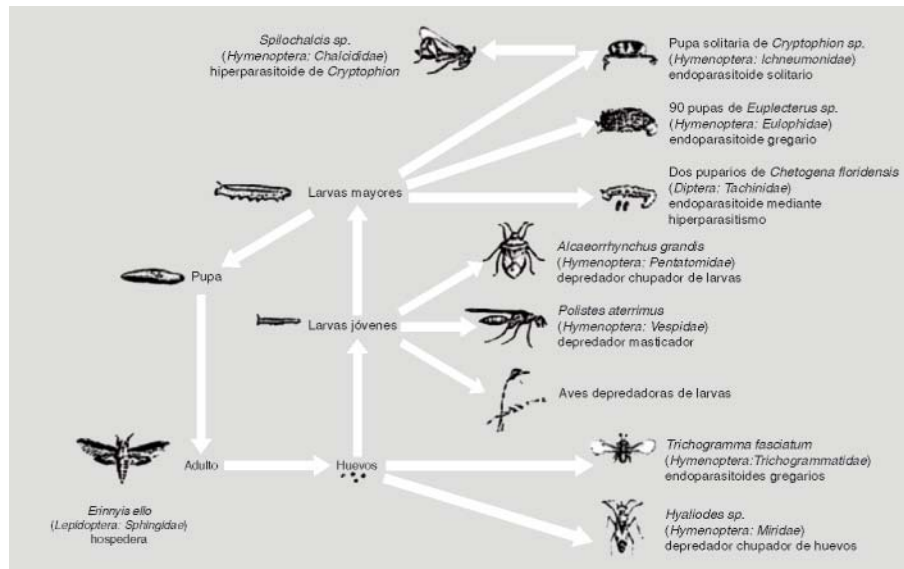


Figura 4.37 Tipos de parasitoides y depredadores comúnmente encontrados que atacan el huevo y la larva de *Erinnys ello* (Hymenoptera: Sphingidae), la principal plaga de yuca en Brasil

paralizados permanentemente por los parasitoides idiobiontes, lo que los vuelve más vulnerables a los depredadores.

- **Parálisis de largo periodo.** Los parasitoides idiobiontes paralizan a su hospedero haciendo uso de potentes venenos o virus simbióticos. El propósito de esta acción consiste en detener el desarrollo del hospedero para permitir que los parasitoides inmaduros se alimenten de él.

- **Huésped más grande que el parasitoide.** Como el hospedero no se desarrolla una vez que ha sido parasitado, es necesario que éste sea de tamaño suficiente para sostener el desarrollo de la larva. Durante el desarrollo de la avispa sólo consume un huésped.

- **Sinovigenia.** Se refiere a que las hembras adultas del parasitoide emergen con un número limitado de ovariolas y sin huevos maduros. Ellas tienen la habilidad de producir huevos continuamente y reabsorberlos si es que el hospedero no está presente. En cambio, las hembras de parasitoides proovigénicos emergen con los huevos por completo maduros, listos para la oviposición.

- **Alimentación.** La mayoría de las hembras parasitoides sinovigénicas se alimentan de la hemolinfa del hospedero para obtener nutrientes adicionales para la ovogénesis continua y la maduración de huevos.

- **Reabsorción de los huevos.** Se refiere a la habilidad que poseen algunos parasitoides para reabsorber los huevos maduros cuando el hospedero es escaso o está ausente. Esta característica va de la mano con la longevidad de los adultos. Los parasitoides idiobiontes viven durante más tiempo, por ello su ciclo de vida

no tiene que sincronizarse con el del huésped. Están adaptados para buscar y explotar al máximo las poblaciones de hospederos dentro de una mayor área. Son excelentes voladores y buscadores, además están adaptados para sobrevivir cuando las poblaciones del hospedero son bajas.

- Habilidad para escoger el sexo de la progenie. Como la mayoría de la avispa de la familia Pteromalidae, las hembras de *C. grandis* poseen la habilidad para decidir el sexo de su progenie mediante la fertilización selectiva de los huevos. Las hembras se originan de huevos fertilizados, mientras que los machos son partenogénicos. Los huevos de los machos son ovipositados en los huéspedes de menor tamaño, ya que ellos son más pequeños, por eso, necesitan menos comida para desarrollarse.

En general, los parasitoides idiobiontes son más depredadores que verdaderos parasitoides. No se encuentran relacionados con la fisiología del hospedero, por ello, debe detenerse su desarrollo con el uso de venenos y virus. Además, debe cancelarse para prevenir que caiga presa de otros depredadores. Vuelan extensas áreas en busca de sus hospederos, las hembras viven durante más tiempo con el fin de producir continuamente una mayor cantidad de huevos. Un ejemplo concreto es el del parasitoide *Catolaccus grandis*, donde las hembras localizan los capullos de algodón infestados con *Anthonomus grandis* (Coleoptera: Curculionidae) en rangos de hasta 60 m. Insertan su ovipositor en el capullo varias veces desde diferentes ángulos, a manera de prueba. Si el capullo contiene un hospedero adecuado, la hembra paraliza a la larva del gorgojo y oviposita un solo huevo dentro de la cavidad junto al gorgojo paralizado. Las etapas del hospedero preferidas para la oviposición son el tercer estadio y la pupa temprana. Las hembras pueden o no alimentarse del hospedero. El huevo eclosiona de dieciocho a veinticuatro horas según la temperatura. El primer estadio del parasitoide es muy activo, se mueve alrededor de la cavidad hasta que encuentra al huésped. Después, se agarra fuertemente y comienza a alimentarse. La etapa larval posee cinco estadios y dura entre seis a nueve días; la etapa pupal dura entre siete a nueve días. Los adultos al emerger cortan un orificio circular en el capullo. La proporción sexual es de tres a cuatro hembras por macho, el apareamiento ocurre dentro de la primera hora de emerger y las hembras se aparean una sola vez. Las hembras tienen una etapa preoviposicional que dura de dos a cinco días en la que no les interesa buscar huéspedes. Liberaciones progresivas de *C. grandis* resultan muy efectivas para combatir infestaciones de *Anthonomus grandis*. Los rangos de parasitismo varían del 70 al 90%.

La gran capacidad para buscar a sus huéspedes y su alto grado de especificidad hacen que *C. grandis* sea excelente para liberaciones masivas. Liberaciones semanales de 500 hembras por acre, durante seis semanas consecutivas son suficientes para alcanzar un excelente control del gorgojo, eliminando el daño económico producido por éste. Sin embargo, *C. grandis* debe liberarse anualmente porque no posee la capacidad de sobrevivir a las estaciones frías. El mayor obstáculo para la aplicación comercial de *C. grandis* es el alto costo y la complejidad de su propagación en grandes volúmenes. Se desarrolló una dieta artificial para criar a *C. grandis*, pero todavía se requiere una pequeña cantidad de larvas para alimentar a las hembras adultas. Los parasitoides producidos *in vitro* se han probado en laboratorio y en el campo con resultados satis-

factorios. Luego de liberaciones masivas de *C. grandis*, este parasitoide se mantiene en el campo siempre y cuando estén disponibles sus hospederos. El uso de métodos mecánicos de cultivo reduce el parasitismo ya que, al eliminar los capullos infestados, se protege al gorgojo. Se recomienda limitar las prácticas de cultivo al inicio de la temporada de algodón para reducir el impacto en los parasitoides.

Los parasitoides de insectos se encuentran en diferentes órdenes, los principales de los cuales se presentan a continuación.

Parasitoides del orden Diptera

Doce familias de Diptera contienen algunas especies donde las larvas son parasitoides de artrópodos y babosas: Acroceridae, Nemestrinidae, Bombyliidae, Phoridae, Pipunculidae, Conopidae, Pyrgotidae, Sciomyzidae, Cryptochetidae, Calliphoridae, Sarcophagidae y Tachinidae. De éstas, sólo Tachinidae ha tenido importancia como agente de control biológico introducido.

Acroceridae

Las larvas de esta familia son parasitoides internos de arañas. Aunque algunas arañas venenosas se consideran plaga, esta familia de parasitoides no se usa en programas de control biológico.

Nemestrinidae

Esta familia se da más comúnmente en el trópico. Las seis especies que habitan en Norteamérica cuyas biología se conocen, son endoparasitoides de grillos o larvas de escarabajos (Scarabaeidae). Prescott (1960) reporta un control efectivo del grillo *Melanoplus bilituratus* (Orthoptera: Acrididae) por el nemestrinido *Trichopsidea clausa*. Mientras en algunos casos se consideran importantes controladores naturales, hasta ahora no se conoce ningún caso exitoso de control biológico con el uso de nemestrinidos como parasitoides introducidos.

Bombyliidae

Esta familia contiene muchas especies que son parasíticas de larvas de Lepidoptera, Scarabaeidae y himenópteros, así como de huevos de grillos. Sin embargo, esta familia no se ha usado para el control de plagas mediante la introducción en nuevas áreas, aunque se considera de gran importancia como agente de mortalidad natural.

Phoridae

Algunas especies de esta familia se conocen como parasitoides de hormigas (Wojcik, 1989) y se consideran de gran interés como posibles agentes de control biológico de



Figura 4.38 *Pseudacteon* spp. (Diptera: Phoridae)

Solenopsis spp. (Hymenoptera: Formicidae), importante plaga en muchos sistemas (Feener y Brown 1992). Entre los principales géneros se encuentra:

1. *Pseudacteon* spp. (Diptera: Phoridae). Parasitoides de las hormigas *Solenopsis*. A estas hormigas las parasitan, mínimo, veintisiete especies de *Pseudacteon* en el Nuevo Mundo. Al menos, dieciocho especies de *Pseudacteon*

atacan a *Solenopsis saevissima* en Suramérica y nueve especies atacan a *Solenopsis geminata* en Norteamérica y Centroamérica (véase figura 4.38).

Ninguna de las especies de *Pseudacteon* nativa de Norteamérica y Centroamérica parasita a *S. invicta* y *S. richteri*, ambas introducidas accidentalmente desde Suramérica. Especies nativas de Norteamérica y Centroamérica de *Pseudacteon* spp. que parasitan a *S. geminata* son excelentes agentes de biocontrol en regiones en las que ha sido introducida (India, África y algunas islas del Pacífico). Las moscas *Pseudacteon* son muy pequeñas, aproximadamente del tamaño de la cabeza de su hospedero. Vistas bajo microscopio, *Pseudacteon* tienen ojos relativamente grandes y dorso con joroba. Las hembras poseen un ovipositor que varía en su forma de acuerdo con las especies. Muchas de las especies de *Pseudacteon* que parasitan a *Solenopsis* se encuentran ampliamente distribuidas en el ambiente en que vive su huésped. En áreas tropicales, *Pseudacteon* es muy activa durante todo el año; en regiones templadas, los adultos de *Pseudacteon* no tienen actividad durante los meses de invierno. Los adultos se alimentan además de néctar, mielecilla, savia de las plantas e insectos muertos. Las especies *Pseudacteon* parasitan específicamente al género *Solenopsis*. La hembra adulta de *Pseudacteon* pone un único huevo dentro del cuerpo de su hospedero, para esto usa su ovipositor en forma de aguja hipodérmica. Pone el huevo en la región torácica, y una vez que eclosiona, la larva migra hacia la cabeza de la hormiga. La larva atraviesa tres estadios hasta llegar a pupa. La hormiga se mantiene activa durante este periodo. Una vez que la larva pupa, todo el tejido de la cabeza de la hormiga ha sido consumido, por eso, la hormiga muere. Usualmente, la cabeza de la hormiga se desprende de su cuerpo, y las partes de la boca son removidas. La pupa puede verse dentro de la cavidad oral. La pupa completa su desarrollo dentro de la cabeza y el adulto emerge de la cavidad oral. El desarrollo tanto de la larva como de la pupa toma de dos a tres semanas cada uno. En apariencia, el sexo de *Pseudacteon* lo determinan las condiciones ambientales. Entre las especies nativas de Norteamérica de *Pseudacteon* y *Solenopsis*, se halla un nivel de parasitismo muy bajo (<3%). En presencia de *Pseudacteon* spp., sin embargo, la búsqueda y consumo de alimento por parte de *Solenopsis* decrece 50%. Por tanto, el efecto directo de mortalidad de este

parasitoide es relativamente bajo, pero el hecho de la disrupción de alimentación se considera un efecto indirecto importante. En Suramérica, *Pseudacteon* también ataca en niveles bajos a las obreras de *Solenopsis*, pero se genera un efecto en la interacción competitiva entre *Solenopsis* y otras especies de hormigas.

Pipunculidae

Muchas especies de esta familia son parasitoides de varios insectos del orden Homoptera, especialmente Cicadelidae. Por ejemplo, *Verrallia aucta* se considera un importante controlador de las poblaciones del chinche *Philaenus spumarius* (Homoptera: Cercopidae) en Europa (Whittaker, 1973).

Conopidae

Los miembros de esta familia son endoparasitoides de adultos de avispas y abejas. Hasta hoy no existe aplicación de este grupo, sin embargo, en algunas circunstancias donde algunas avispas se consideran plaga, este grupo tiene algún potencial, pero se requiere más investigación (Gambino *et al.*, 1990).

Sciomyzidae

Los miembros de esta familia son parasitoides o depredadores que atacan una gran variedad de moluscos, que incluyen caracoles terrestres o acuáticos, babosas y almejas (Greathead, 1980). Se realizaron algunas introducciones de sciomyzidos. Por ejemplo, *Sepedomerus macroptus* y *Sepedon aenescens* se introdujeron en Hawai para el control del molusco *Galba viridid* (Funasaki *et al.*, 1988).

Cryptochetidae

Esta familia posee un solo género *Cryptochetum*, todas las especies son parasitoides de escamas (Margarodidae). Estas especies se encuentran en Europa, Asia, África y Australia, y en la actualidad no están presentes ni en Norteamérica ni en Suramérica. *Cryptochetum iceryae* se introdujo con mucho éxito en California desde Australia y ha contribuido al control de la escama de los cítricos *Icerya purchasi* (Bartlett, 1978). Algunas especies de *Cryptochetum* se reportan como controladores efectivos de margarodidos en Japón, Italia y Australia.

Sarcophagidae

Algunas especies de sarcófagidos son parasitoides de insectos, aunque pocas se han introducido como controladores de plagas exóticas, por ejemplo, *Agria affinis* se introdujo desde Francia y la ex Yugoslavia a Estados Unidos para el control de *gypsy moth*, *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae) (Reardon, 1981).

Tachinidae

Los taquínidos son moscas de tamaño mediano a grande y usualmente de colores opacos, muy parecidas a la mosca doméstica, aunque algunas especies son más grandes; asimismo, otras especies son muy “peludas” con apariencia de abejas. También pueden distinguirse por una estructura (postescutelo) que tienen muy desarrollada y se localiza dorsalmente entre la unión del tórax con el abdomen.

Estos insectos son muy importantes desde el punto de vista del control biológico natural, ya que son parasitoides de muchos insectos plaga. La mayoría de los tachinidos son endoparasitoides solitarios y ninguno es hiperparasítico. Este grupo constituye la familia más importante de parasitoides para el control biológico. Muchas especies se han introducido como agentes de control biológico de muchas plagas exóticas. Por ejemplo, *Lydella thompsoni* se introdujo a Estados Unidos para el control del gusano europeo del maíz *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Pyralidae) (Burbulis *et al.*, 1981) y *Cyzenis albicans* se introdujo a Canadá para el control de varias especies inmigrantes *Operophtera brumata* (Lepidoptera: Geometridae) (Embree, 1971). Tachinidos como *Lixophaga diatraeae* se usan en programas de liberación masiva, mientras otras especies son de interés sólo como parasitoides nativos, como *Bessa harveny* que controla básicamente *Pristiphora erichsonii* (Hymenoptera: Tenthredinidae). Los tachinidos se dividen en varios grupos según la estrategia que usan para su oviposición. Adultos de algunas especies ponen sus huevos dentro o en sus huéspedes, mientras que otras retienen los huevos y ponen el primer instar larval dentro o en sus huéspedes. Otros ponen sus huevos o sus larvas en el follaje o en el suelo. Cuando los ponen en el follaje, los consume posteriormente el huésped. En tales casos, las sustancias volátiles de los tejidos de las plantas pueden servir de atrayentes a las moscas Tachinidae (Roland *et al.*, 1989). Los huevos puestos en el follaje son generalmente muy pequeños (microtipo) y en grandes cantidades, mientras que los huevos de mayor tamaño (macrotipo) los ponen directamente en sus huéspedes (Askew, 1971).

Entre las principales especies de moscas Tachinidae se encuentran:

1. *Trichopoda pennipes* (Diptera: Tachinidae). Aunque varias especies de taquínidos se han importado como agentes de control biológico de plagas agrícolas, este parasitoide es nativo de la mayor parte del territorio de Estados Unidos. *T. pennipes* ataca a varias especies de chinches (véase figura 4.39).

La mosca adulta tiene el tamaño de una mosca doméstica. Posee abdomen de color anaranjado brillante, cabeza y tórax de color negro aterciopelado y una serie de vellos cortos en las patas. Las alas de los machos poseen una mancha oscura (véase figura 4.40).

La punta del abdomen de las hembras es negra. *T. pennipes* habita en todos los cultivos donde hay presencia de chinches. Principalmente, ataca el chinche de las cucurbitáceas *Anasa tristis* (Hemiptera: Coreidae)



Figura 4.39 *Trichopoda pennipes* (Diptera: Tachinidae)



Figura 4.40 Chinche de las cucurbitáceas *Anasa tristis* (Hemiptera: Coreidae)

y el chinche verde apestoso. Aunque *T. pennipes* parasita a varias especies de chinches, parece que existen varios biotipos en todo el país. Estudios de campo sugieren que poblaciones distintas de *Trichopoda* atacan a diferentes especies de chinches. *T. pennipes* pasa el invierno en estado larval sobre su huésped y emerge a finales de la primavera o inicios del verano. La mosca hembra pone varios huevos pequeños, ovalados de color blanco o gris sobre las ninfas o los adultos del chinche. Una vez que los huevos eclosionan, las larvas ingresan dentro del cuerpo del chinche, pero sólo una sobrevive. Posteriormente, del cuerpo del chinche sin vida, emerge un gusano de color crema, el cual cae al suelo y pupa formando una cápsula de color rojo-café oscuro (véase figura 4.41).

Una nueva generación de moscas adultas emerge para poner sus huevos dos semanas después. Cada hembra pone varios cientos de huevos, por ello se producen tres generaciones por año. El nivel de parasitismo puede ser hasta de 80%. Sin embargo, los chinches parasitados continúan con sus actividades normales (alimentación y reproducción) durante un tiempo (hasta que la larva emerge). La influencia de la mosca no siempre resulta suficiente para prevenir daños de importancia económica en los cultivos.

Parasitoides del orden Lepidoptera

Este orden es básicamente herbívoro. Sólo una familia Epipyropidae es parasítica. Las larvas de los miembros de esta familia atacan Fulgoridae y otras familias de Homoptera y Hemiptera, se alimentan de sustancias azucaradas probablemente de los fluidos del cuerpo de sus huéspedes (Borror *et al.*, 1989).

Parasitoides del orden Coleoptera

Este orden contiene muchos herbívoros y depredadores, pero muy pocos parasitoides. Sólo algunos géneros de ciertas familias han desarrollado un ciclo de vida parasítico

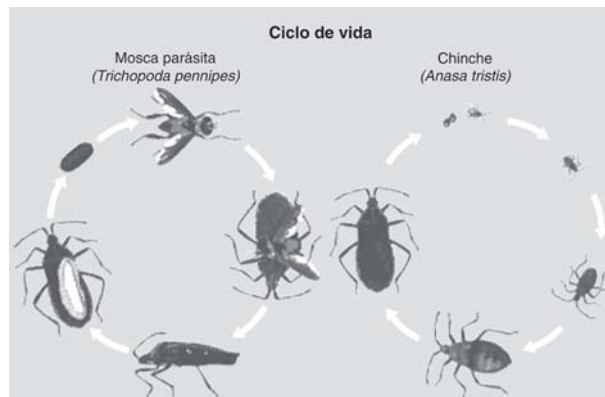


Figura 4.41 Ciclo de vida de *A. tristis* en presencia y ausencia de *T. pennipes*.

Nótese la presencia de la larva de la mosca en el interior del abdomen del chinche. Diagrama: L. Heath-Clark.

al reducir los requerimientos alimenticios y limitar su movilidad. Algunos ejemplos de este patrón se encuentran en las familias Carabidae (*Lebia* y *Pelecium*), Rhipiceridae (*Sandalus*), Cleridae (*Hydnocera*, *Trichodes*), Colydiidae (*Deretaphrus*, *Dastarchus*, *Sosylus*, *Bothrideres*), Passandridae (*Catogenus*) y Staphylinidae (*Aleochara*) (Askew, 1971). Los miembros de la familia Staphylinidae en el género *Aleochara* son endoparasitoides de pupas de dípteros; algunas especies se usan en programas de control biológico, por ejemplo, *Aleochara bilineata* el cual ataca plagas en vegetales como *Delia radicum* (Diptera: Anthomyiidae) (Read, 1962).

Dos familias, Meloidae y Rhipiphoridae, son característicamente parasíticas. Las larvas de Meloidae se alimentan de huevos de langostas y grillos o pueden vivir en las celdas de abejas solitarias. Las especies que atacan abejas hallan sus huéspedes al encontrar la larva de triungulín, que son foréticos en abejas adultas. Los miembros de la familia Rhipiphoridae son endoparasitoides de Hymenoptera (como *Vespula* y varios grupos de abejas) y en algunos casos, de cucarachas.

Parasitoides del orden Strepsiptera

En este pequeño orden, la mayoría de los miembros son parasíticos (no parasitoides) de ortópteros, abejas, avispas, hormigas, cicadélidos, cercopídeos, delphacidos, pentatomidos, homópteros y thysanopteros (Kathirithamby, 1989). El término *stylops* se usa para referirse al parásito y *stylopsided* para la condición de haber sido parasitado por un *stylops*. Los huéspedes se encuentran por la larva que es muy activa, la cual permanece unida al huésped. La hembra *stylops* ha reducido las partes del cuerpo y permanece como estado adulto dentro del cuerpo de su huésped con su cabeza y tórax fusionadas al huésped (Askew, 1971). Los huéspedes *stylopsided* viven la mayoría de su ciclo de vida normalmente, porque el *stylops* se alimenta por absorción y causa un daño muy pequeño o a veces no causa daño mecánico a los tejidos. Los huéspedes *stylopsied* a veces exhiben características sexuales de mosaicos macho-hembra, y el huésped hembra no produce huevos viables. Este orden de insectos no ha jugado un papel importante en el control biológico.

Parasitoides del orden Hymenoptera

Estos insectos son desde tamaño diminuto (menores de 1 mm) hasta muy grandes (entre 15 a 25 mm). Su aparato bucal es mandibulado; aunque en algunas especies como las abejas tienen una estructura en forma de “lengua” que les sirve para tomar líquido. La mayoría de los himenópteros son alados, aunque algunos no tienen alas, como las hormigas. En las especies que tienen alas, las de adelante son más pequeñas que las de atrás y ambas son membranosas. Las alas casi no tienen venación y a veces son transparentes.

El ovipositor de la hembra está bien desarrollado y en ocasiones es más largo que el cuerpo. En algunas especies está modificado en un “aguijón”, que le sirve de defensa. La mayoría de las larvas de los himenópteros no tienen patas y se asemejan a la forma de “gorgojo” o de larva de mosca; aunque en otras se parecen a las

larvas de los lepidópteros. Las pupas pueden formarse dentro de un *puparium*, en el hospedero, fuera de él o en celdas.

Están agrupados en dos subórdenes: el *Symphyta*, que son básicamente fitófagos y no juegan un rol en el control biológico de artrópodos, a excepción de la familia Orussidae, y Apocrita, el cual incluye las avispas, hormigas, abejas y muchos parasitoides.

Symphyta: Orussidae

Los miembros de esta familia son parasitoides de larvas de coleópteros que atacan maderables especialmente en la familia Buprestidae. Orussidae no se usa en introducciones para el control biológico, en parte porque pocos buprestidos han sido objeto de programas de control biológico.

El suborden *Apocrita* está compuesto por dos grupos: Aculenta y Parasitica.

Los que pertenecen a Aculenta se consideran de linaje monofilético e incluye avispas, hormigas y abejas. Las abejas se alimentan de polen y néctar y no son importantes como agentes de control biológico. Las hormigas y avispas son importantes como depredadores. Algunas familias de Aculenta en la superfamilia Chrysidoidea son parasitoides, por ejemplo, Bethyidae y Dryinidae.

Los que pertenecen al grupo Parasitica no son de linaje monofiléticos. Parasitica contiene un gran grupo de especies, de las cuales por lo menos 36 de las familias que incluye tienen miembros que son parasitoides de artrópodos. Las familias varían enormemente, sin embargo, el grado en que se usan en el control biológico depende del tamaño de la familia y de los tipos de insectos que atacan. Muchos casos de control completo o suplementario con introducciones de algunas especies involucran sólo dos familias, como Encyrtidae y Aphelinidae.

Una apreciación detallada de los diversos grupos de Hymenoptera parasítica es esencial para quien practica el control biológico. En la organización de las familias de Apocrita se siguió Gauld y Bolton (1988); entre familias de la superfamilia Chalcidoidea se siguió Grissell y Schauf (1990) (véase tabla 4.6).

Apocrita, Parasitica

La mayoría de los grupos dentro Parasitica son parasitoides, pero pocos son fitófagos, como algunos miembros de la familia Cynipidae. Los parasitoides se presentan en ocho superfamilias (Gauld y Bolton, 1988):

- Trigonalidae
- Evanioidea
- Cynipoidea
- Chalcidoidea
- Proctotrupeoidea
- Ceraphronoidea
- Stephanoidea
- Ichneumonoidea

Tabla 4.6 Clasificación de los Hymenoptera*Subórdenes de los Hymenoptera*

<i>Apocrita</i> : hormigas, avispas y abejas.	<i>Symphyta</i> : moscas sierras, avispas de la madera.
La parte basal del abdomen está fusionada con el tórax y separada del resto del abdomen por un segmento o constricción, llamado propodeo. Larvas sin patas y parecidas a las de las moscas.	El abdomen unido ampliamente al tórax. Larvas con patas y parecidas a las de mariposas.
La mayoría de los Apocrita son parásitos o polinizadores de plantas. Sus larvas viven como parasitoides de muchos insectos fitófagos. Las superfamilias con familias parasíticas de insectos plaga incluyen a: Ichneumonoidea: Braconidae, Ichneumonidae. Chalcidoidea: Eulophidae, Trichogrammatidae.	Casi todos los Symphyta no son parásitos y la mayoría son plagas. El suborden incluye familias de plagas forestales: Diprionidae, Tenthredinidae y Siricidae.

La mayoría de los parasitoides de mayor importancia para el control biológico están en las superfamilias Chalcidoidea e Ichneumonoidea.

La superfamilia Trigonoidea contiene una familia: Trigonalidae, cuyos miembros son parasitoides de vespídeos sociales o hiperparasitoides de larvas de lepidópteros. Ponen los huevos en el follaje y eclosionan una vez los consumen las larvas de lepidópteros. La larva del trigonalido se desarrolla como hiperparasitoide de los parasitoides encontrados dentro del cuerpo de los gusanos, pero si al gusano lo ataca un vespido, entonces el trigonalido se desarrolla como parasitoide del estado inmaduro del vespido.

La superfamilia Evanoidea puede considerarse como un grupo artificial. Esta superfamilia tiene tres familias: Evaniidae, Gasteruptionidae y Aulacidae, las cuales difieren bastante en su biología:

Evaniidae. Los miembros de esta familia son principalmente parasitoides de cápsulas de huevos de especies de cucarachas tropicales. Algunas especies se han investigado como agentes de control biológico de cucarachas (Thoms y Robinson, 1987).

Gasteruptionidae. Ponen los huevos en celdas de avispas solitarias y abejas. Las larvas consumen primero los huevos de sus huéspedes y luego el alimento guardado en las celdas (Gauld y Bolton, 1988). Este grupo no ha tenido importancia en programas de control biológico.

Aulacidae. Los miembros de esta familia pueden ser endoparasitoides de coleópteros que atacan madera y de himenópteros.

La superfamilia Cynipoidea está compuesta de pequeñas avispas, algunas de las cuales son parasitoides y otras son fitófagos (construyen agallas). Las agallas de los cynipidos son de varios tipos y revisten importancia especialmente en robles (*Quercus* spp.) en regiones templadas. Cuatro familias contienen especies de parasitoides, dos de las cuales (Ibaliidae y Eucilidae) son importantes en el control biológico

y otras dos son parasitoides de depredadores y parasitoides benéficos (Figitidae y Charipidae). Una familia (Cynipidae) contiene principalmente especies fitófagas (constructores de agallas).

Ibaliidae. Los miembros de esta familia son parasitoides de larvas (Hymenoptera: Tentredinidae). *Ibalia leucospoides* se introdujo a Nueva Zelanda para el control de la avispa de la madera *Sirex noctilio* (Hymenoptera: Siricidae) y reducir así el daño en las plantaciones de pino.

Eucoilidae. Todos los miembros de este grupo se consideran parasitoides de pupas de moscas. Un ejemplo es *Conthonaspis rapae* la cual controla a *Delia antiqua* (Diptera: Anthomyiidae), una plaga de gran importancia en cebolla (Sundby y Taksdal, 1969).

Figitidae. Se cree que los miembros de esta familia son parasitoides de larvas de algunas familias de depredadores como Hemerobiidae, Syrphidae y Chamaemyiidae. Por tanto, se consideran dañinos desde el punto de vista del control biológico.

Charipidae. La mayoría de los miembros de esta familia son hiperparasitoides de braconidos encontrados en áfidos, aunque algunas especies son parasitoides primarios de Psylloidea.

Cynipidae. La mayoría de los cynipidos forman agallas especialmente en robles (*Quercus* spp.) y rosas (*Rosa* spp.), por tanto, no son agentes de control biológico.

La superfamilia Chalcidoidea incluye las familias que más han contribuido al control biológico. Dieciséis familias de esta superfamilia contienen un número significativo de especies parasitoides. De éstas, Encyrtidae y Aphelinidae son las que más se emplean en el control biológico. Grissell y Schauuff (1990) proporcionan una buena clave para identificar las familias de Chalcidoidea, además amplían información acerca de las características de las familias y su biología.

Leucospidae. Son parasitoides de larvas de avispas y abejas. No se usan en programas de control biológico, pero pueden considerarse como agentes potenciales de algunas plagas de *Aculeata*.

Chalcididae. Muchos miembros de esta familia atacan pupas de Lepidoptera y Diptera. Algunos son parasitoides de Coleoptera e Hymenoptera. Algunas especies como *Brachymeria intermedia*, se han introducido a nuevas regiones para iniciar programas de control biológico (Leonard, 1966).

Eurytomidae. Algunos miembros de esta familia son parasitoides y otros fitófagos. Los parasitoides atacan principalmente huéspedes formadores de agallas, o que se alimentan de tallos o semillas.

Torymidae. Algunos son parasitoides de insectos formadores de agallas como Cynipidae y Cecidomyiidae, otros atacan huevos de Mantidae.

Ormyridae. Son parasitoides de insectos formadores de agallas.

Pteromalidae. Los miembros de esta familia tienen un comportamiento muy variado. La mayoría de las subfamilias incluyen: Spalangiinae, que son parasitoides de pupas de moscas, algunas de las cuales se han introducido a varios países para iniciar programas inundativos de control biológico (Patterson *et al.*, 1981); Cleonyminae son parasitoides de coleópteros barrenadores de tallos y otros Hymenoptera plaga; Microgasterinae son parasitoides de varios Diptera como Agromyzidae, Ce-



Figura 4.42 *Catolaccus grandis* (Hymenoptera: Pteromalidae)

cidomyidae, Tephritidae y Anthomyiidae, y Pteromalinae es un grupo diverso que contiene parasitoides de Lepidoptera.

1. *Catolaccus grandis* (Hymenoptera: Pteromalidae). Ectoparasitoide del gorgojo *Anthonomus grandis*, se clasificó inicialmente con el género *Heterolaccus* (Burks, 1954). Se introdujo a Estados Unidos durante la década del setenta y se liberó en campos experimentales en Mississippi. Los investigadores observaron rangos muy altos de parasitismo, pero tuvo dificultades en establecerse, lo que lo hizo inapropiado para un programa de control biológico clásico (véase figura 4.42).

Se reintrodujo una década después y se liberó en College Station, Texas. Los métodos de cultivo para este parasitoide progresaron rápidamente entre 1898 y 1992, e hicieron que *C. grandis* sea apropiado para usarse en programas de control biológico. La hembra

tiene una longitud entre 4 y 5,5 mm. La cabeza y tórax son de color negro brillante, los ojos compuestos rojo brillante, y los pedicelos de las antenas amarillentos. Las patas (fémur, tibia y tarsos) también son amarillo claro. El abdomen es rojo-café con reflejos iridiscentes de color azul-verde metálico. Los machos son más pequeños (3 a 3,5 mm de largo), y su abdomen difiere en forma y coloración del de las hembras. El abdomen de la hembra es de color azul-verde metálico, mientras que el del macho posee forma oval y presenta una coloración blanca a amarillo clara. *C. grandis* se origina en la región sudeste de México en los estados de Veracruz, Tabasco, Campeche, Yucatán, Chiapas, Nayarit y Sinaloa. Este parasitoide vive en los bosques tropicales y subtropicales, parasita a su hospedero natural *Anthonomus grandis* en plantas nativas, entre las cuales se incluyen *Hampea nutricia*, *H. trilobata*, *Cienfuegosia rosei* y *Gossypium hirsutum*. *C. grandis* es un insecto tropical no adaptado a regiones templadas. En los estados de Tabasco, Campeche, Veracruz y Chiapas este parasitoide habita en los bosques tropicales lluviosos donde la planta *Hampea* crece usualmente. También puede desarrollarse en climas más secos. En los estados de Yucatán, Nayarit, Chiapas y Sinaloa este parasitoide sobrevive en campos cultivados o silvestres de algodón y en lugares donde prolifera la planta *Cienfuegosia*. *C. grandis* sólo tiene dos especies de hospederos naturales: *Anthonomus grandis* y *A. hunteri*. Este parasitoide es muy específico y con alta adaptación a su hospedero natural. Sin embargo, bajo condiciones de laboratorio, *C. grandis* se cría con éxito en tres especies adicionales: gorgojo de la arveja *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae), curculiónido de la arveja *Chalcodermus aeneus* (Coleoptera: Curculionidae) y gorgojo del pimiento *Anthonomus eugenii* (Coleoptera: Curculionidae).

2. *Muscidifurax raptor* (Hymenoptera: Pteromalidae): es un importante agente de control biológico de varias especies de moscas, entre ellas, la mosca doméstica (véase figura 4.43).



Figura 4.43 *Muscidifurax raptor*
(Hymenoptera: Pteromalidae)

Se piensa que este parasitoide se introdujo al hemisferio occidental conjuntamente con varias especies de moscas. Pertenecer a una extensa familia de 340 especies y es el parasitoide más efectivo de moscas en el noreste de Estados Unidos. *M. raptor* es una avispa diminuta de 1 a 2 mm de longitud. Se encuentra en fincas lecheras y en granjas avícolas, así como en lugares donde abundan las moscas. Ataca varias especies de moscas, incluida la mosca doméstica. El parasitoide adulto introduce su aguijón en la pupa de la mosca para matarla, luego pone un huevo en su interior. Cuando el huevo eclosiona, la larva se alimenta de la pupa muerta. El adulto

de *M. raptor* emerge en un periodo de diecinueve a veintidós días, y empieza la búsqueda de pupas de moscas para alimentarse y poner huevos. Los adultos se alimentan de los fluidos corporales de las pupas. Las moscas viven durante más tiempo, su desarrollo es más rápido y ponen más huevos que *M. raptor*, por ello son más numerosas que el parasitoide. El parasitismo ocurre entre la mitad del mes de mayo y la mitad de agosto. En un estudio realizado se desarrollaron adultos del parasitoide en el 70% de pupas parasitadas, aunque falle la emergencia de un adulto, de todas formas, la pupa se ha eliminado con anterioridad. Debido a que los adultos del parasitoide se alimentan de las pupas de las moscas, en muchas ocasiones, la cantidad de pupas parasitadas es menor que las utilizadas para su alimentación. Liberaciones semanales de *M. raptor*, conjuntamente con un manejo apropiado de las heces, ayudan a establecer un balance favorable del parasitoide en relación con las moscas. *M. raptor* se encuentra disponible en insectarios comerciales (véase figura 4.44).

Eucharitidae. Parasitoides de hormigas. Este grupo no se usa en programas de control biológico, pero puede considerarse como agente potencial de hormigas plaga incluyendo *Solenopsis* spp.

Perilampidae. Este grupo contiene muchos hiperparasitoides de parasitoides de Lepidoptera.

Tetracampidae. Los miembros de esta familia son parasitoides de huevos de Crisomélidos y larvas de Agromyzidae.

Eupelmidae. En esta familia existen tres subfamilias: Calosotinae, que parasita insectos que atacan tallos y madera; Eupelminae, parasitoides de huevos de varios insectos o algunas especies son hiperparásitos y Metapelmatinae, parasitoides de insectos barrenadores de madera y Cecidomyidae.

Encyrtidae. Los miembros de esta familia son los de mayor importancia en control biológico. A muchos tipos de artrópodos los parasitan encyrtidos, se incluyen escamas, pseudococcidos, huevos o larvas de Coleoptera, Diptera, Lepidoptera, larvas de Hymenoptera, huevos y larvas de Neuróptera, huevos de Orthoptera, arañas y garrapatas. Esta familia junto con Aphelinidae, contribuye a más del 50% de los casos exitosos de control biológico mediante la introducción. Los géneros más importantes dentro de esta familia son: *Comperia*, *Hunterellus*, *Ooencyrtus* y *Epidinocarsis*. Una especie, *Epidinocarsis lopezi*, contribuyó al control efectivo del pseudococcido *Phenacoccus*

manihoti (Homoptera: Pseudococcidae) en yuca en África (Neuenschwander *et al.*, 1989). Entre las principales especies pertenecientes a esta familia se encuentra:

1. *Metaphycus alberti* (Hymenoptera: Encyrtidae): la introdujo a California desde Australia, en 1898, Albert Koebele, cuyas investigaciones en el campo de la entomología en aquel país lo llevaron al exitoso control biológico de la escama algodonosa *Coccus hesperidum* (Homoptera: Coccidae). *M. alberti* es miembro del grupo asterolecanii (hederaceus) de *Metaphycus*, con dos palpos labiales y maxilares segmentados. *M. alberti* se distingue de otros miembros del grupo asterolecanii por sus ocelos que forman un triángulo agudo y la tibia media significativamente más larga que el ovipositor en las hembras. *M. alberti* es muy pequeña (1,5 a 2 mm de longitud). Los machos son mucho más oscuros que las hembras (véase figura 4.45).

En lugares donde el parasitoide se ha establecido mediante programas de control biológico inoculativos, puede en-

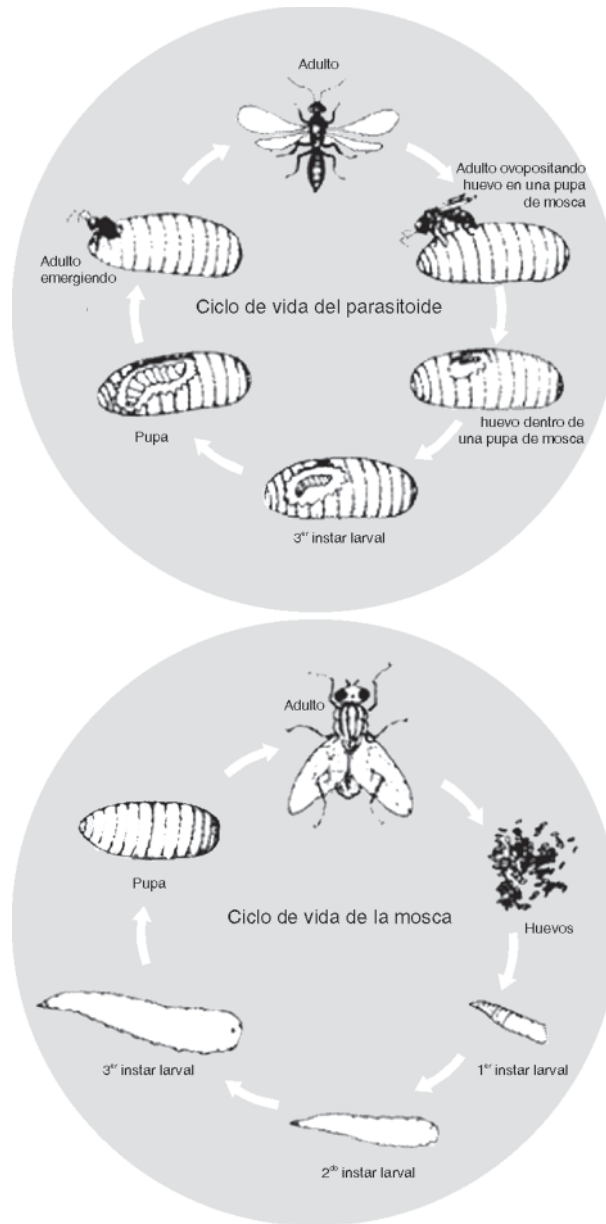


Figura 4.44 Ciclos de vida de *M. raptor* y de la mosca doméstica

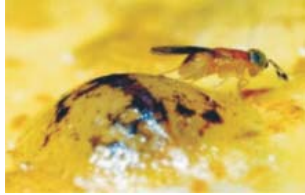


Figura 4.45 *Metaphycus alberti*
(Hymenoptera: Encyrtidae)

contrarse en las vecindades de las plantas atacadas por su hospedero en invernaderos. *C. hesperidium* prefiere a las plantas perennes, tropicales y subtropicales; ataca a casi todos los tipos de plantas, excepto los pastos. No se reporta en la literatura que *M. alberti* parasite a otros hospederos, por eso, en apariencia, es específica de *C. hesperidium*. Se conoce que ataca a la escama desde las etapas iniciales hasta la adultez, prefiere escamas jóvenes de 1 a 1,5 mm de longitud. Se conoce que *M. alberti* únicamente se encuentra presente en California, Australia y Sudáfrica. No se conocen estudios de la biología de *M. alberti*. Experiencias de laboratorio con esta especie, sugieren que tiene un ciclo de vida similar a *M. luteolus* o *M. flavus*, dos especies con las cuales comparte muchas similitudes morfológicas y de comportamiento. *M. alberti* es biparental, se desarrolla en forma gregaria (más de un huevo por huésped), y tiene un corto periodo de desarrollo, emerge luego de doce días desde la oviposición. Es muy fácil su reproducción en laboratorio a partir de etapas inmaduras de *C. hesperidium*. *M. alberti* es un buscador activo, además tiene un ciclo de vida corto y sencillo, así como la capacidad de superar la encapsulación de los huevos de *C. hesperidium*. Este parasitoide se ha usado varias veces para controlar infestaciones de *C. hesperidium* con mucho éxito.

Signiphoridae. Algunos miembros de esta familia son parasitoides primarios de escamas y otros son hiperparasitoides de parasitoides de escamas o moscas blancas.

Eulophidae. Familia biológicamente muy diversa y de gran importancia en el control biológico. Los miembros de esta familia atacan un rango amplio de huéspedes que incluye huevos de arañas, escamas, thrips y muchas especies de Coleoptera, Lepidoptera, Diptera e Hymenoptera. Algunas especies atacan minadores de hojas o insectos barreneadores de madera. *Pediobius* y *Sympiesis* son los géneros más importantes.

Aphelinidae. Esta familia, junto con Encyrtidae, es la más importante para el control biológico por su gran éxito en programas de introducción de enemigos naturales para controlar diferentes plagas. Los miembros de esta familia son parasitoides de escamas, pseudococcidos, moscas blancas, áfidos, psylidos y huevos de insectos de varios órdenes. Los géneros de mayor importancia son: *Aphelinus*, *Aphytis* y *Encarsia* (Rosen y DeBach, 1979) (véase figura 4.46).

1. *Encarsia formosa* (Hymenoptera: Aphelinidae). Se utiliza en todo el mundo para controlar a las moscas blancas en cultivos bajo invernadero. Su uso comercial empezó en Europa en los años veinte, pero en la década del cuarenta decayó por el desarrollo de los pesticidas. Luego de 1970 se reinició su uso, expandiéndose de 100 ha de invernadero a 4.800 ha en 1993. Comparaciones de las áreas destinadas a cultivos bajo invernadero en varias partes del mundo que utilizan agentes de control biológico muestran que *E. formosa* se emplea mayoritariamente en Europa y Rusia (véase figura 4.47).

Las mayores concentraciones de producción bajo invernadero en las que se



Figura 4.46 Hymenoptera: Aphelinidae



Figura 4.47 *Encarsia formosa* (Hymenoptera: Aphelinidae)

utiliza *E. formosa* se encuentran en Estados Unidos y Asia, en especial en Japón. Ésta se describió inicialmente con base en especímenes aislados de plantas de geranio *Pelargonium* sp., en 1924, en un invernadero en Idaho. *E. formosa* tiene una distribución cosmopolita, por eso, se desconoce su lugar exacto de origen. Las hembras son pequeñas (aproximadamente 0,6 mm de longitud), poseen cabeza y tórax negro, y abdomen de color amarillo. Los machos son de color oscuro. Los principales cultivos bajo invernadero en lo que se emplea *E. formosa* incluyen: tomate (*Lycopersicon lycopersicus*) y pepinillo (*Cucumis sativus*). El parasitoide también se utiliza en cultivos de berenjena (*Solanum melongena* var. *esculenta*), gerbera (*Gerbera jamesonii*), flor de Panamá (*Euphorbia pulcherrima*), rosa amarilla (*Tagetes erecta*) y fresas (*Fragaria ananassa*). Prácticamente se desconoce la ecología de *E. formosa* en cultivos al aire libre. Se sabe que parasita al menos quince especies de moscas blancas de ocho géneros. Las especies de moscas blancas más importantes que controla son: *Trialeurodes vaporariorum*, *Bemisia tabaci* y *Bemisia argentifolii* (*B. tabaci* tipo B) (Homoptera: Aleyrodidae). También es hiperparasitada por *Signiphora coquillettii* (Hymenoptera: Signiphoridae). *E. formosa* emplea pistas olfativas y visuales para localizar al hospedero en plantas infestadas. El parasitoide no muestra preferencias en relación con la localización de las hojas

en la planta. *E. formosa* es un endoparasitoide solitario que pone de ocho a diez huevos por día. Los adultos se alimentan de la mielecilla y de la hemolinfa de los hospederos en los que no se han puesto huevos. Para alimentarse de su huésped, el parasitoide introduce su ovipositor en el cuerpo de la víctima para realizar un orificio, el cual se agranda con sus mandíbulas. Las ninfas que utilizan para la alimentación no las emplean para la oviposición. *E. formosa* oviposita en todas las etapas inmaduras de *T. vaporariorum*, excepto en el huevo y en el primer estadio móvil; y, en todas las etapas de *B. tabaci*, salvo en las ninfas en primer estadio. *E. formosa* prefiere ovipositar en las etapas de tercero y cuarto estadios, y en las ninfas prepupa. Cultivada en *T. vaporariorum*, *E. formosa* puede producir cinco huevos por día (oviposita un total de 59 huevos antes de su muerte), puede alimentarse de tres ninfas por día y matar un promedio de 95 ninfas en un periodo de doce días. Las hembras adultas perforan un orificio en la porción dorsal en ninfas en cuarto estadio antes de emerger. El tiempo que transcurre desde la oviposición hasta que emergen se aproxima a veinticinco días. Su reproducción partenogénica en la cual sólo se producen hembras, la median infecciones por la bacteria *Wolbachia*. La exposición de las hembras a antibióticos o altas temperaturas (31°C) durante dos o más generaciones suprime la actividad microbial y permite que las

hembras produzcan machos. La fecundidad se reduce una vez que se eliminan los simbios. Los machos se desarrollan como endoparásitos primarios de las moscas blancas, y éstos son incapaces de inseminar con éxito a las hembras.

Se sugieren cuatro diferentes métodos de liberación de *E. formosa* en los invernaderos: la plaga primero, goteo o llovizna, plantas banqueras y programas inundativos. Tres de éstos son inoculativos naturalmente, estableciéndose poblaciones reproductivas del parasitoide, luego de las cuales las liberaciones son discontinuas. El cuarto método, en el cual el parasitoide se libera repetidamente a lo largo del ciclo del cultivo, se utiliza cuando no se espera una población reproductiva del parasitoide, porque la temporada de cultivo es demasiado corta.

- *La plaga primero.* Comienza con una introducción deliberada de moscas blancas adultas en los invernaderos en un rango preestablecido (por ejemplo, dos moscas por cada planta de tomate). Luego se introduce a *E. formosa* de una a tres veces a un rango estándar (por ejemplo, ocho ninfas parasitadas por cada planta de tomate) a intervalos regulares que coincidan con la disponibilidad del hospedero en las etapas convenientes para el parasitismo. Hasta ahora este método tiene poca aceptación por el problema que representa la liberación de la plaga en los cultivos.

- *Goteo o llovizna.* La introducción *E. formosa* empieza en la época de siembra, antes del desarrollo natural de las poblaciones de la mosca blanca. Las liberaciones del parasitoide en rangos bajos (por ejemplo, una ninfa parasitada por planta) debe continuar hasta que se encuentren ninfas parasitadas en todo el cultivo.

- *Planta banquera.* Este sistema utiliza colonias reproductivas establecidas de moscas blancas y de parasitoides en plantas en estado temprano de desarrollo, de las cuales las avispas y las moscas se dispersan dentro del cultivo. Las plantas banqueras se introducen en un rango establecido (por ejemplo, una planta banquera por cada 352 plantas).

- *Programas inundativos.* Este sistema requiere liberaciones regulares de un alto número de *E. formosa*. No se espera que la población se establezca ni se reproduzca. Este método se aplica con frecuencia en cultivos ornamentales.

Estos métodos de liberación han garantizado un control exitoso de *T. vaporariorum* en cultivos de pepinillo y tomate. El buen resultado en estos casos se ha definido en relación con los niveles del hongo *Cladosporium* sp. encontrados en el follaje y los frutos. Si en la cosecha, los niveles de *Cladosporium* sp. están dentro de los parámetros aceptados comercialmente, se considera que el control de *T. vaporariorum* ha sido un éxito. En cultivos de flores, la presencia de moscas blancas, incluso a niveles muy bajos (por ejemplo, 0,02 a 0,03 ninfas por cm²) se considera riesgoso. Los estándares de mercado para flores requieren de niveles inferiores de moscas blancas en relación con los estándares de los cultivos de hortalizas (por ejemplo, siete ninfas por cm² en tomate). En consecuencia, el empleo de *E. formosa* ha sido más extensivo en cultivos de hortalizas que en cultivos de flores. Liberaciones masivas o inundativas de *E. formosa* han tenido éxito en algunos casos para controlar a *T. vaporariorum* en cultivos de flores. El control de *B. argentifolii*, con liberaciones semanales de más de tres adultos parasitoides por planta, no

ha sido satisfactorio. Sin embargo, se ha reportado el control de estas especies de mosca blanca con rangos menores de liberación (menos de dos parasitoides por planta). En un estudio se demostró que mientras se incrementa el número de parasitoides por planta, su eficacia disminuye; por tanto, la supervivencia de *B. argentifolii* se incrementa.

2. *Encarsia inaron* (Hymenoptera: Aphelinidae). Avispa parasitoide de tamaño pequeño, colectada en Italia e Israel, e introducida a California en 1989 para el control de la mosca blanca *Siphoninus phillyrae* (Homoptera: Aleyrodidae). Esta plaga es nativa de la región Mediterránea y del norte de África. Tanto en su lugar de origen como en California, su hábitat más común son arbustos y árboles. *E. inaron* es una avispa sin aguijón de aproximadamente 0,5 mm de longitud. Los adultos parecen pequeñas moscas moviéndose entre las hojas sobre las cuales hay ninfas de mosca blanca. Ambos, el macho y la hembra, poseen cabeza y ojos de color oscuro y alas transparentes. Únicamente se diferencian en que la hembra posee el abdomen amarillo y el macho negro. La pupa del parasitoide es negra, por eso la ninfa parasitada de la mosca blanca parece negra; es una buena forma de diferenciar entre las ninfas parasitadas y las ninfas sanas, que son de color amarillo una vez que se remueve la cera. La pupa del parasitoide realiza un orificio circular para emerger de la ninfa de la mosca blanca. En contraste, los adultos de mosca blanca que emergen de la pupa, dejan una abertura en forma de T. Se encuentra en arbustos y árboles como perales y ataca principalmente la mosca blanca *Siphoninus phillyrae*. Tanto la hembra como el macho de *E. inaron* se desarrollan como parasitoides primarios de la mosca blanca. Las hembras del parasitoide ovipositan en tercer y cuarto estadio de la mosca, y completan su desarrollo en el interior del cuerpo del hospedero. Las larvas poseen forma de banana y color transparente. El desarrollo del parasitoide de huevo a adulto toma aproximadamente tres semanas, a una temperatura de 25°C. A la misma temperatura, los adultos viven dos o tres semanas y ponen hasta 159 huevos (véase figura 4.48).

Antes del establecimiento de *E. inaron* en California, las infestaciones con la

mosca blanca de los árboles y arbustos de las ciudades producía la defoliación casi completa de éstos. En algunos barrios, el aire estaba lleno de nubes de moscas blancas. Aunque algunos enemigos naturales generales se alimentaban de estas moscas, carecían por completo de parasitoides o depredadores específicos. Criaron *E. inaron* en los laboratorios del Programa de Control Biológico del USDA (Servicio Forestal del Depar-

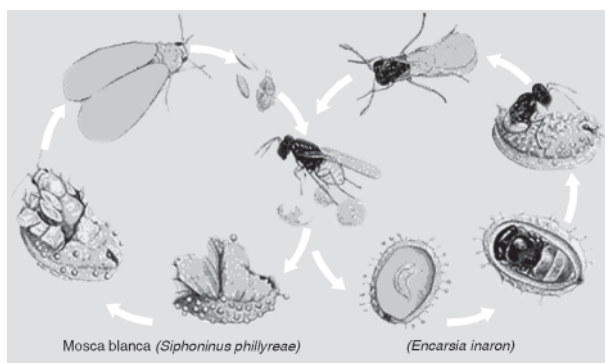


Figura 4.48 Ciclo de vida de *E. inaron*. Dibujo: Linda Heath-Clark

tamento de Agricultura de Estados Unidos) en Sacramento y en la Universidad de California en Riverside. Luego de dos años de la liberación de *E. inaron*, las poblaciones de la mosca blanca decayeron abruptamente, incluso a niveles en los que fue difícil detectarlas. Para 1992, *E. inaron* se había establecido en casi toda California. Desde 1996, luego de la liberación, las poblaciones de la mosca se han mantenido en niveles muy bajos y resulta difícil encontrarlas durante casi todo el año. La liberación de *E. inaron* es responsable del control de la mosca blanca y representa el clásico control biológico en su máxima expresión. *E. inaron* se ha dispersado por grandes áreas en California y aparentemente a otras regiones del país donde se ha trasladado esta especie de mosca blanca. Una vez establecida la población del parasitoide, éste regula la densidad poblacional de la mosca blanca, haciendo que no sea necesario ningún otro tipo de control. La mejor manera para conservar a *E. inaron* consiste en evitar la aplicación de insecticidas sobre o cerca de los árboles donde está presente. En el caso improbable de que la mosca blanca vuelva a presentar altas poblaciones, se recomienda aplicar una solución jabonosa al follaje de los árboles. El parasitoide pasa el invierno en arbustos y árboles perennes que pueden encontrarse infestados con la mosca. La presencia del parasitoide puede durar, siempre y cuando se mantenga sin recoger las hojas caídas de los árboles deciduos susceptibles a la mosca blanca o plantando arbustos cerca de estos árboles.

Trichogrammatidae. Todos los miembros de esta familia son parasitoides de huevos de insectos. Especies como *Trichogramma minutum* y *Trichogramma pretiosum* se usan ampliamente para el control de varias especies de Lepidoptera por medio de liberaciones masivas de avispas criadas en laboratorio.

1. *Trichogramma ostrinae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). Importante enemigo natural del taladrador asiático del maíz *Ostrinia furnacalis* (Lepidoptera: Pyralidae). Aunque hay poblaciones nativas de *Trichogramma minutum*, *T. pretiosum* y *T. nubilale*, las cuales parasitan al taladrador europeo del maíz en Estados Unidos, en general no resultan efectivas (véase figura 4.49).



Figura 4.49 *Trichogramma ostrinae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae)

Se han colectado masas de huevos del taladrador cada primavera para tratar de recuperar, sin éxito, al parasitoide; al parecer, *T. ostrinae* no tiene la capacidad de pasar el invierno, debido a las bajas temperaturas. Igual que otras especies de *Trichogramma*, el adulto de *T. ostrinae* es una avispa diminuta (<0,5 mm de longitud). Posee cuerpo relativamente compacto y antenas cortas, color bronce claro y ojos rojos. Los huevos del huésped parasitados se tornan de color negro luego de unos cuatro días. Porque aparentemente esta especie no tolera las bajas temperaturas del invierno, sólo se encuentra durante la estación en la que ha sido liberada. Liberaciones inundativas e inoculativas se han realizado exclusivamente en cultivos de maíz dulce. *T. ostrinae* ataca al taladrador europeo del maíz *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Pyralidae) y a la polilla dorso

de diamante *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae); éstas son las dos únicas especies que parasita bajo condiciones de campo. En laboratorio, huevos de trece especies de lepidópteros se parasitaron. Las familias de lepidópteros más atacadas son: Noctuidae, Pyralidae y Plutellidae. La hembra del parasitoide busca huevos de su huésped para parasitarlos. Por su tamaño pequeño, oviposita más de un huevo dentro de cada uno de los huevos de su huésped. Luego de la eclosión, la larva del parasitoide se alimenta del contenido del huevo del hospedero. La avispa pupa dentro del huevo; para emerger, el adulto realiza un orificio de escape. A una temperatura constante de 27°C toma aproximadamente diez días el periodo huevo-adulto. Bajo condiciones de laboratorio, un promedio de 2,1 avispas emergieron de los huevos del gusano del maíz *Helicoverpa zea* (Lepidoptera; Noctuidae). En ausencia de alimento, las hembras del parasitoide viven 2,7 días y producen veintidós descendientes. Si existe una fuente constante de alimento (azúcares), su periodo de vida aumenta a 13,9 días y la descendencia a 86. Esto implica que la provisión de alimento (flores con nectarios) bajo condiciones de campo puede mejorar la eficacia de las liberaciones (véase figura 4.50).

Comúnmente, el 80% de la progenie es de sexo femenino. *T. ostrinae* puede parasitar de manera exitosa los huevos del taladrador hasta la etapa de “cabeza negra” (las larvas están a veinticuatro horas de emerger). *T. ostrinae* ha demostrado efectividad para el control del taladrador asiático de maíz *O. furnacalis*. En los primeros ensayos de campo en Estados Unidos, se registró 97,3% de parasitismo de los huevos del taladrador europeo del maíz en cultivos de maíz dulce. Estudios adicionales de liberaciones inundativas demuestran que esta especie es capaz de parasitar a más del 80% de las masas de huevos del taladrador. Sin embargo, pese a los altos niveles de parasitismo encontrados, los daños del cultivo de maíz dulce todavía eran considerables. Trabajos más recientes demuestran que las inoculaciones tempranas del parasitoide son prometedoras. Liberaciones de 30.000 individuos de *T. ostrinae* por acre han resultado en un parasitismo prolongado de las masas de huevos del taladrador. En 1997, se registraron niveles de parasitismo entre 50 y 80% luego de dos meses de una liberación inoculativa, incluso en campos tratados con insecticidas.

Mymaridae. Todos los miembros de esta familia son parasitoides de huevos de insectos de varios órdenes, como Hemiptera, Homoptera, Psocoptera, Coleoptera, Diptera y Orthoptera. Mymaridos se usaron en programas de control biológico con introducciones masivas (Maltby *et al.*, 1971).

1. *Anaphes flavipes* (Hymenoptera: Mymaridae). Avispa parasitoide que se introdujo a Estados Unidos desde Europa en 1965 para el control del escarabajo de la hoja de los cereales *Oulema melanopsis* (Coleoptera: Chrysomelidae) (véase figura 4.51).

Anaphes flavipes es una avispa diminuta (aproxi-



Figura 4.50 Huevos de *O. nubilalis* de color negro, lo que indica que han sido parasitados



Figura 4.51 *Anaphes flavipes*
(Hymenoptera: Mymaridae)

madamente 0,75 mm) con una venación muy reducida en sus alas. Las antenas son largas y delgadas y sirven para distinguir el sexo del individuo. Los machos se caracterizan por poseer antenas filiformes con doce segmentos; las hembras, en cambio, tienen antenas clavadas de nueve segmentos. Los tarsos poseen cuatro o cinco segmentos. Las hembras por lo general son más activas que los machos. Usualmente se encuentran en los campos de cereales o en sitios adyacentes. Se desconoce su actividad durante el invierno. El principal hospedero es el escarabajo de la hoja de los cereales *Oulema melanopsis* (Coleoptera: Chrysomelidae); sin embargo, *Anaphes* también parasita a *O. gallaeciana*, *Lema collaris* y *Lema trilineata* (Coleoptera: Chrysomelidae) si su hospedero primario no está disponible. Se

han desarrollado técnicas de laboratorio para obtener individuos de *A. flavipes* empleado huevos de *L. trilineata*. Con la excepción de la cuarta especie mencionada, *Anaphes* oviposita en los huevos de otros crisomélidos, pero el desarrollo no avanza más allá de la embriogénesis. *Anaphes* tiene en promedio dos generaciones por año, sin embargo, se han observado hasta ocho generaciones en *Oulema*. El ciclo de vida de *Anaphes* consiste de huevo, larva, prepupa, pupa y adulto. Pone el huevo en el interior de su hospedero, donde se convierte en larva y empieza a alimentarse del interior del huevo de su hospedero. En la etapa de prepupa el individuo no posee movimiento; la secreción de materia fecal determina la finalización de esta etapa. En la etapa pupal temprana, se observan los ojos compuestos rojos. Después, el cuerpo se empieza a oscurecer y las características adultas se visibilizan, por ejemplo, el ovipositor en las hembras. Antes de emerger se observa el movimiento de la cabeza y patas. El individuo come la corteza del huevo para salir. Bajo condiciones ideales (21 a 25°C) los adultos emergen del huevo hospedero en diez a once días. Se ha determinado un tiempo mínimo de 174 horas aproximadamente 7,25 días (a 32,2°C) y un máximo de 1.089 horas, es decir, 45,37 días (a 2,7°C) para el desarrollo de *Anaphes* de huevo a adulto. Luego de una hora de emerger, la hembra adulta de *Anaphes* comienza a atacar a los hospederos y a poner sus huevos. En promedio, las hembras ponen veinte huevos durante el periodo postemergencia de dos a tres días. Los huevos fertilizados dan origen a individuos hembras, y los no fertilizados a individuos machos.

A. flavipes es uno de los dos parasitoides establecidos con más éxito para el control del escarabajo de la hoja de los cereales. Las poblaciones del escarabajo se mantuvieron en equilibrio hasta finales de la década del ochenta. Estudios de vigilancia encontraron que las poblaciones de enemigos naturales habían desaparecido o estaban por desaparecer. Esto hizo que se programara una nueva liberación que aún continúa. Por sí sola, *A. flavipes* resulta incapaz de reducir la población del hospedero por debajo de un nivel económico aceptable. Los esfuerzos originales del USDA, en los cuales introdujeron un complejo de parasitoides para controlar al escarabajo de la hoja de los cereales, fueron todo un éxito. Este

complejo incluye a los parasitoides de pupa *Diaparsis temporales* (Hymenoptera: Ichneumonidae), *Lemophagus curtus* (Hymenoptera: Ichneumonidae) y *Tetrastichus julis* (Hymenoptera: Eulophidae). La efectividad *A. flavipes* se mantiene baja durante la máxima actividad del escarabajo. Esta particularidad se atribuye a la falta de sincronización entre el parasitoide y su hospedero. Existen evidencias de que las poblaciones de *A. flavipes* pueden mantenerse durante el final del verano y otoño, gracias a los huevos de *Oulema* puestos en pastos y malezas alternativas. Los huevos de *Oulema* (a 21°C) son susceptibles a la parasitación hasta 115-118 horas luego de haber sido puestos. Entre 118 y 120 horas *Anaphes* pone los huevos, pero el parasitoide ni el hospedero se desarrollan. Pasado este tiempo, *A. flavipes* ya no pone sus huevos en el hospedero.

La superfamilia Proctotrupoidea es un grupo de parasitoides con características especiales. Diez familias han reconocido Gauld y Bolton (1988), pero sólo cuatro de ellas: Proctotrupidae, Diapriidae, Scelionidae y Platygasteridae son de interés en el control biológico.

Proctotrupidae. La mayoría de los miembros de esta familia son parasitoides de larvas de escarabajos y mosquitos (gnats) que viven debajo de la corteza, en hojarasca, sobre hongos u otros hábitats similares en latitudes templadas. Algunas especies son importantes parasitoides de plagas, como *Paracodrus apterogynus*, el cual ataca plagas de Elateridos en Europa (Gauld y Bolton, 1988).

Diapriidae. Algunos miembros de esta familia son endoparasitoides de pupas de varios Díptera, incluyendo miembros de las familias Mycetophilidae, Sciaridae, Chloropidae, Muscidae y Tephritidae. Algunas especies son hiperparásitos. Entre las especies que atacan plagas se encuentran: *Basalys tritoma*, que ataca la mosca de la zanahoria *Psila rosae* (Diptera: Psilidae) en Europa y especies de *Trichopria* parasitoides de la larva del género *Hippelates* (Diptera: Chloropidae) (Clausen, 1978).

Scelionidae. Gran familia de la que desafortunadamente se ha entendido poco desde la taxonomía. Sus miembros son todos parasitoides de huevos, algunas especies se han usado en programas de control biológico, por ejemplo: *Trissolcus basalis* un parasitoide de *Nezara viridula* (Hemiptera: Pentatomidae). Otros géneros importantes son *Telenomus* y *Scelio*.

1. *Trissolcus basalis* (Hymenoptera: Scelionidae). Parasitoide de huevos encontrado en el sur de Estados Unidos durante varias décadas. Tiene distribución cosmopolita, por su importancia como parasitoide del chinche *Nezara viridula* (Hemiptera: Pentatomidae). *T. basalis* es una pequeña avispa de abdomen plano de color oscuro metálico y antenas en forma de codo. Se encuentra en todos los cultivos atacados por *N. viridula*, incluyendo algodón, granos, soya y otras leguminosas, tomates y otros cultivos solanáceos, maíz dulce, girasol, brasicas, cucurbitáceas, frutales y nueces. El hospedero primario es *N. viridula*, pero también parasita los huevos de otros chinches. Los adultos de *T. basalis* se reproducen inmediatamente luego de emerger. La hembra pone un huevo en cada huevo de su huésped (véase figura 4.52).

La mayor producción de huevos ocurre durante los primeros días a la emergencia. El promedio de huevos puestos por hembra es de 230 a 300. Los adultos emergen del huevo del huésped en un periodo de nueve a doce días y el ciclo de

vida a una temperatura de 22°C es de veintitrés días. Estudios de campo han demostrado parasitismo de 80 a 87%. *T. basalis* se dispersa y reproduce bien, parasita otras especies de chinches cuando *N. viridula* no se encuentra disponible, además no se le conoce susceptibilidad a hiperparasitismo. La proporción machos-hembras es de cinco a uno.

Platygasteridae. Esta gran familia que se conoce poco tiene muchas especies en la mayoría de regiones del mundo. Muchas especies atacan Diptera, especialmente aquellos formadores de agallas como los cecidomyidos. Algunos géneros como *Allotropa* son importantes parasitoides en Japón de *Pseudococcus cryptus* (Homoptera: Pseudococcidae) y moscas blancas.

La superfamilia Ceraphronoidea, que anteriormente se agrupaba en la superfamilia Platygasteroidea, tiene dos familias: Ceraphronidae y Megaspilidae.

Ceraphronidae. Pequeña familia que incluye algunos parasitoides primarios de especies benéficas como depredadores de cecidomyidos, algunos parasitoides primarios de insectos fitófagos y algunos hiperparasitoides.

Megaspilidae. Endoparasitoides de una gran variedad de huéspedes. Algunos se desarrollan como parasitoides primarios de escamas, otros atacan especies benéficas, como hemerobidos, chrysopidos, chamaemyidos o syrphidos depredadores. Otros, como el género *Dendrocerus* spp., son hiperparasitoides de áfidos que han sido parasitados por aphelinidos o braconidos.

La superfamilia Stephanioidea contiene una pequeña familia: Stephanidae, cuyos miembros atacan larvas de insectos barreneadores de madera. Existen seis especies en Norteamérica, pero este grupo no ha sido muy utilizado en programas de control biológico.

La superfamilia Ichneumonoidea está compuesta por dos familias: Ichneumonidae y Braconidae. La subfamilia Aphidiinae algunas veces se considera como familia, pero en el presente trabajo se consideran dentro de la familia Braconidae.

Ichneumonidae. El tamaño de los ichneumónidos varía de 3 a 40 mm. En general tienen la apariencia de avispas diminutas, con forma y hábitos similares a los braconidos. Poseen colores variables, generalmente amarillo y negro; aunque existen especies de coloraciones brillantes. Las antenas usualmente poseen la mitad de la longitud del cuerpo del insecto; asimismo, el ovipositor de la hembra es más largo que el cuerpo. En muchas especies, existe una marcada diferencia entre la apariencia del macho y la de la hembra; pueden diferir en color, tamaño y forma del cuerpo.

Los principales hospederos de estos insectos son: larvas de palomillas, mariposas, coleópteros y “moscas sierra”. Con frecuencia parasitan sólo una o dos especies de insectos. Ponen los huevos dentro, sobre o cerca a su hospedero. En la mayoría de las especies, los estados inmaduros se desarrollan dentro de sus hospederos (endoparásitos), aunque en algunas especies su desarrollo se lleva a cabo sobre sus hospederos (ectoparasitoides).



Figura 4.52 *Trissolcus basalis* (Hymenoptera: Scelionidae)

El hospedero con frecuencia muere cuando el estado inmaduro está listo para convertirse en adulto; entonces el insecto sale a pupar en cocones sobre el follaje o en el suelo. El ciclo de vida de estos insectos se correlaciona con el de sus hospederos, de manera que bajan las poblaciones plaga y evitan que aumente de forma “explosiva”. Por esta razón, los ichneumonídeos se emplean extensivamente para el control biológico de varias plagas.

Ésta es una familia grande cuyos miembros son parasitoides de gran número de huéspedes, por ejemplo:

- *Pimpla*, subfamilia Ephialtinae. Ectoparasitoides de larvas o pupas de diferentes órdenes que atacan tejidos de las plantas.
- *Phytodietus*, subfamilia Typhoninae. Ectoparasitoides de larvas expuestas de Lepidoptera e Hymenoptera (suborden Symphyta sawflies).
- *Gelis*, subfamilia Gelinae. Ectoparasitoides de cocuns de insectos, algunos son hiperparasitoides.
- *Glypta*, subfamilia Banchinae; *Diadegma* subfamilia Porizontinae; *Ophion* subfamilia Ophioninae. Endoparasitoides de larvas de Lepidoptera.
- *Ichneumon*, subfamilia Ichneumoninae. Endoparasitoides de pupas de Lepidoptera.
- *Perilissus*, subfamilia Scolobatinae. Endoparasitoide de larvas de Hymenoptera (suborden Symphyta sawflies).
- *Diplazon*, subfamilia Diplazontinae. Endoparasitoides de larvas de syrphidos.

1. *Bathyplectes* spp. (Hymenoptera: Ichneumonidae). Avispas pequeñas, parasitoides del gorgojo de la alfalfa *Hypera postica* (Coleoptera: Curculionidae) y del gorgojo egipcio de la alfalfa *Hypera brunneipennis* (Coleoptera: Curculionidae). Las especies más importantes son *Bathyplectes anurus* y *Bathyplectes curculionis*, adultos de ambas especies son similares en apariencia, aproximadamente de 3 mm de largo y cuerpos robustos de color negro. Las dos especies tienen hábitos similares. Ambos ponen sus huevos en las larvas del gorgojo y prefieren hacerlo en etapas tempranas (véase figura 4.53).

La larva de la avispa se alimenta lentamente del interior de la larva del gorgojo, matándolo antes de que el gorgojo forme su capullo. Después, la larva del

parasitoide emerge y forma su propio capullo. Sólo se forma un individuo por cada huevo de gorgojo. Para comprender el ciclo de vida de *Bathyplectes* spp., primero debe entenderse el ciclo de vida del gorgojo. El gorgojo de la alfalfa da origen a una generación por año, con las larvas presentes durante la primavera. Los adultos emergen de las pupas a fines de la primavera y comienzos



Figura 4.53 *Bathyplectes* spp. (Hymenoptera: Ichneumonidae)

del verano, se alimentan durante varias semanas para posteriormente entrar en un periodo de dormancia durante todo el verano. Este periodo termina cuando el clima se vuelve más favorable a finales del verano y comienzos del otoño. Entonces entran en hibernación durante el invierno para reanudar sus actividades alimenticias y reproductivas al inicio de la primavera. La actividad de ambas especies de *Bathyplectes* se sincroniza con el periodo de actividad del gorgojo durante la primavera. El pico en el nivel de parasitismo ocurre de una a dos semanas antes del pico de las poblaciones de larvas del gorgojo.

B. anurus pone aproximadamente 300 huevos y desarrolla una generación por año. Las pupas del parasitoide se mantienen en dormancia hasta la siguiente primavera, cuando las larvas del gorgojo abundan de nuevo. *B. curculionis*, en cambio, desarrolla una segunda generación parcial. Muchas de las pupas del parasitoide se mantienen en dormancia hasta la siguiente primavera, mientras otras emergen como adultos, y deben encontrar larvas del gorgojo durante el verano. Las hembras de *B. curculionis* ponen aproximadamente 200 huevos por año. Comparando a las dos especies de *Bathyplectes*, *B. anurus* se considera mejor agente de control biológico, especialmente en climas cálidos. Esto se debe en parte a que *B. anurus* tiene 50% más de potencial reproductivo que *B. curculionis*. También, las larvas del gorgojo son capaces de matar a los huevos de *B. curculionis* por medio del proceso llamado *encapsulación*.

Juntas, las dos especies de *Bathyplectes* y otras tres especies de avispas parasitoides introducidas por el USDA: la avispa *Patasson luna* (Hymenoptera: Mymaridae), parasitoide de huevos del gorgojo; *Tetrastichus incertus* (Hymenoptera: Eulophidae), parasitoide de larvas del gorgojo; *Microctonus colesi* (Hymenoptera: Braconidae), parasitoide de adultos del gorgojo, y el entomopatógeno *Zoophthora phyttonomi* mantuvieron las poblaciones del gorgojo de la alfalfa bajo control durante todos los años en casi todas las regiones. El depredador de huevos *Peridesmia discus* se recuperó recientemente, luego de varios años de su liberación. La práctica de dejar sin corte algunas áreas del cultivo con el fin de evitar la muerte de las larvas parasitadas del gorgojo constituye una forma adecuada de conservación.

2. *Diadegma insulare* (Hymenoptera: Ichneumonidae). Parasitoide de lepidópteros nativo de Estados Unidos. Es una avispa pequeña de 6 mm de longitud, con patas y abdomen de color café-rojizo. Pupa dentro del capullo hecho por la larva de la polilla diamante *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae), reemplaza la pupa del hospedero y la cubre con su propio capullo, que se distingue por una banda blanca. Los capullos de la polilla diamante son de color blanco en su interior (verde cuando recién se forman). Las avispas *D. insulare* son visibles en el interior del capullo como cuerpos oscuros antes de la emergencia. Los adultos pueden verse volando entre el follaje de cultivos de la familia Brassicaceae (brócoli, col, coliflor, col de bruselas, etc.). Este parasitoide pasa el invierno en los restos de los cultivos en estado de pupa dentro del capullo de su hospedero. Luego de la emergencia, de inmediato ocurre el apareamiento. Las hembras utilizan sus antenas para buscar a las larvas del hospedero; prefieren las de tamaño medio (véase figura 4.54).

Cuando localiza un huésped adecuado, la hembra flexiona su abdomen y ovipo-



Figura 4.54 *Diadegma insulare* (Hymenoptera: Ichneumonidae)

sita un huevo en cada larva de la polilla. *D. insulare*, no paraliza a su huésped. Luego de diez a quince días, la larva del parasitoide emerge del capullo del hospedero y forma su propio capullo dentro del de la polilla. Se producen de cuatro a seis generaciones por año, que corresponden al número de generaciones de *P. xylostella*. *D. insulare* es el parasitoide más importante de *P. xylostella* en Estados Unidos y Canadá. Las poblaciones nativas de *D. insulare* han parasitado hasta 70% de las larvas de la polilla diamante en campos de Nueva York y de 50 al 90% en Wisconsin. En un estudio realizado, las polillas se colocaron en áreas de cultivos (col, maíz, fríjol, alfalfa, tomate y manzana), en áreas de malezas y en bordes de bosques. Pese al bajísimo número (casi indetectable) de polillas, *D. insulare* tuvo la capacidad de rastrearlas y parasitarlas. La permanencia de *D. insulare* puede aumentar y permite el florecimiento de algunas plantas de básicas en el cultivo. *D. insulare* requiere fuentes de néctar para su alimentación. Una buena fuente puede incrementar la longevidad de *D. insulare* de entre dos y cinco días a más de veinte días. Además, contribuye a elevar los niveles de parasitismo hasta 150 larvas de polilla por hembra. *D. insulare* también puede alimentarse de la mielecilla producida por algunas especies de áfidos.

3. *Eriborus terebrans* (Hymenoptera: Ichneumonidae). Esta avispa se introdujo a Estados Unidos como parte de un proyecto de control biológico clásico para combatir al taladrador europeo del maíz *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Pyralidae) (véase figura 4.55).

Se recolectaron aproximadamente 140.000 avispas de Europa y Asia, y se liberaron entre 1927 y 1940 en trece estados. *E. terebrans* fue una de las seis especies introducidas y que se estableció rápidamente, además se considera una de las tres especies importantes en el control de *O. nubilalis*. Las otras dos especies

son: *Macrocentrus grandii* (Hymenoptera: Braconidae) y *Lydella thompsoni* (Diptera: Tachinidae). *E. terebrans* es una avispa de tamaño medio, la hembra tiene una longitud de 6 a 10 mm; los machos son un poco más pequeños. Las hembras poseen un ovipositor curvo de 3 mm de longitud. Ambos sexos tienen antenas largas (5 a 7 mm). Posee cuerpo negro y patas café-rojizas, y el abdomen es un poco más brillante que la cabeza y el tórax. Se encuentra en cultivos de maíz y áreas colindantes. *E. terebrans* pasa el invierno en forma de larva dentro del taladrador. La emergencia ocurre de veintidós a treinta y siete días, luego reinicia su desarrollo una vez que empieza la primavera. La primera generación de avispas está en sincronía con la primera generación larval del taladrador. Las hembras se aparean temprano, aproximadamente una hora



Figura 4.55 *Eriborus terebrans* (Hymenoptera: Ichneumonidae)

luego de la emergencia, y empiezan a poner sus huevos veinticuatro horas más tarde. Ellas prefieren poner sus huevos en taladradores que se encuentran entre el segundo y el cuarto estadio. Las avispas adultas pueden vivir de siete a diez días bajo condiciones ideales (24 a 27°C y con disponibilidad de agua y azúcar). Sin embargo, la longevidad se reduce de tres a cuatro días, cuando la temperatura está por encima de 32°C y no se encuentran disponibles fuentes de agua y azúcar (néctar de las flores y mielecilla de áfidos). A las hembras las atraen los químicos liberados en las secreciones orales y fecales del taladrador. También las atraen las plantas de maíz, las que hospedan el taladrador *E. terebrans* constituyen uno de los parasitoides con mayor distribución en el territorio de Estados Unidos. El rango de parasitismo varía de 4,9 al 18,7% y el nivel más alto de parasitismo observado en el campo fue entre 37,4 a 55,8%. Estudios demuestran que la primera generación de taladradores se prefiere para la parasitación. En las áreas boscosas o con vegetación nativa adyacentes a los campos de maíz, *E. terebrans* encuentra su alimento alternativo de néctar de las flores y de mielecilla producida por algunos áfidos, por lo que se sugiere mantener estas áreas cercanas a los campos de maíz.

Braconidae. Los braconidos son himenopteros de tamaño muy pequeño a mediano (2 a 15 mm); los de mayor tamaño, son más robustos que los icneumonidos. Generalmente son de colores opacos, café o negro, tienen apariencia de pequeñas avispas, pero no “pican”. El abdomen de los braconidos es casi tan largo, como la cabeza y el tórax combinados.

Los braconidos representan uno de los grupos de insectos parasitoides más importantes y se usan con éxito en programas de control biológico. Los adultos normalmente se alimentan de néctar de flores y polen. Ponen los huevos tanto fuera como dentro del hospedero; lo que depende del hábitat del hospedero y la especie del braconido. Asimismo, una o más larvas pueden alimentarse sobre el hospedero. En ocasiones la larva pupa en el interior del hospedero y es característico que su cubierta se ponga muy dura y adquiera la apariencia apergaminada. En otros casos, la larva sale a pupar en “cocones” tanto sobre el cuerpo del hospedero como fuera de él.

Los miembros de esta familia se han usado ampliamente en el control biológico, en especial contra áfidos y varias especies de Lepidoptera, Coleoptera y Diptera. Los braconidos por lo general pupan dentro del cocun, fuera del cuerpo de sus huéspedes. Veintiún subfamilias se han reconocido dentro de este grupo. Las más importantes se agrupan por el tipo de huéspedes que atacan. Por ejemplo:

- *Aphidius*, *Trioxys* subfamilia Aphidiinae: endoparasitoides de áfidos.
- *Meteorus*, subfamilia Meteorinae; *Blacus* subfamilia Blacinae; *Apanteles* y *Microplitis* subfamilia Microgasterinae; *Aleiodes* subfamilia Rogadinae: endoparasitoides de larvas de Lepidoptera y Coleoptera.
- *Microctonus*, subfamilia Euphorinae: endoparasitoides de adultos de Coleoptera o ninfas de Hemiptera.
- *Chelonus*, subfamilia Cheloninae: endoparasitoides de huevos o larvas de Lepidoptera.
- *Dacnusia*, subfamilia Alysiinae y *Opius* subfamilia Opiinae: endoparasitoides de huevos o larvas de Diptera.



Figura 4.56 *Cotesia (Apanteles) glomerata* (Hymenoptera: Braconidae)

- *Bracon*, subfamilia Braconinae: ectoparasitoides de larvas de Lepidoptera en lugares cercanos.

1. *Cotesia (Apanteles) glomerata* (Hymenoptera: Braconidae). Se introdujo en Estados Unidos en 1883 para controlar el también introducido gusano de la col *Pieris brassicae* (Lepidoptera: Pieridae), y se convirtió en un factor muy importante en la mortalidad de esta plaga (véase figura 4.56).

Los adultos miden aproximadamente 7 mm de longitud, son de color oscuro y parecen hormigas voladoras o pequeñas moscas. Poseen dos pares de alas, las anteriores más grandes que las posteriores. Tienen el aparato bucal masticador. Las antenas poseen 1,5 mm de largo y están curvadas hacia arriba. El abdomen

de la hembra se estrecha conforme avanza hacia atrás y forma el ovipositor. Las pupas se encuentran en una masa sedosa de color amarillo, irregular y agarrada al hospedero o a las hojas de las plantas, en especial en cultivos de col. Los adultos se aparean y las hembras ponen los huevos, en la mayoría de los casos, inmediatamente después de que emergen de sus capullos. Ponen los huevos en las larvas (con preferencia durante los primeros estadios) del gusano de la col, cerca de veinte a 60 huevos por larva. Una hembra puede poner de 150 a 200 huevos durante toda su vida. Las larvas de *Cotesia* emergen luego de quince a veinte días y tejen su capullo cerca del hospedero, el cual muere

luego de que las avispas emergen. El ciclo de vida, de huevo a adulto, toma entre veintidós y treinta días, según la temperatura (véase figura 4.57).

En las estaciones frías el parasitismo de *C. glomerata* es bajo. Sin embargo, el parasitismo se incrementa conforme la temperatura es más cálida, hasta llegar de 60 a 70% de parasitismo. Además, *C. glomerata* puede ser un importante vector en la transmisión del virus de la granulosis que afecta a las larvas de las plagas. *C. glomerata* es resistente al ataque de varios hiperparásitos.

2. *Lisiphebus testaceipes* (Hymenoptera: Braconidae,

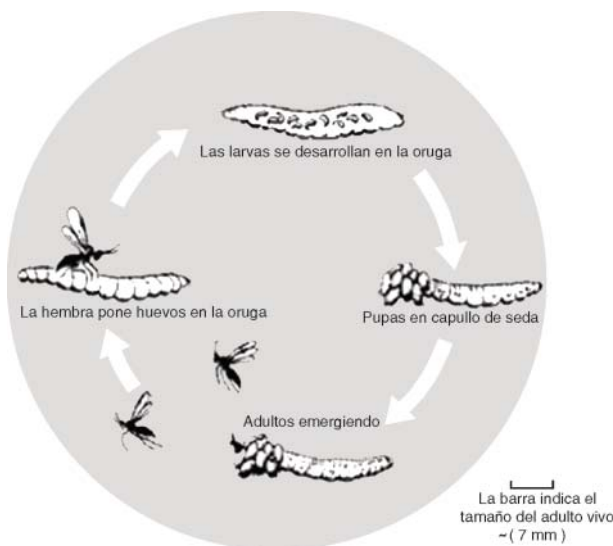


Figura 4.57 Ciclo de vida de *Cotesia glomerata*



Figura 4.58 *Lisiphebus testaceipes* (Hymenoptera: Braconidae, Aphidiinae)

Aphidiinae). Esta avispa, como todas las de la subfamilia Aphidiinae, ataca sólo áfidos. El signo conspicuo de la actividad de estos parasitoides lo constituye la presencia de áfidos momificados en cuyo interior se encuentra una avispa inmadura en desarrollo (véase figura 4.58).

L. testaceipes es una avispa pequeña (<3 mm) de color negro. Debido a su tamaño pequeño es muy difícil de observar, pero los áfidos momificados que quedan sobre el follaje luego de que la avispa se ha desarrollado en su interior, son fáciles de detectar. La “momia” consiste en la piel del pulgón, transformada en un almacén protector, luego de que la avispa en desarrollo se ha alimentado de la parte interior del insecto. Los áfidos parasitados por *L. testaceipes* son de color beige o dorado y presentan forma redonda e hinchada. Se encuentra en cultivos de trigo y sorgo.

L. testaceipes pasa el invierno en forma de pupa dentro del áfido parasitado. Una vez que empieza la primavera, ocurre la emergencia; casi enseguida la hembra se aparea y empieza a buscar nuevos áfidos para parasitar. La hembra oviposita un huevo en el interior del cuerpo blando del áfido; luego de dos días, el huevo eclosiona y la larva empieza a alimentarse de los órganos internos del áfido. La larva se demora en consumir la totalidad del interior del áfido entre seis y ocho días (véase figura 4.59).

La forma redonda e hinchada del áfido momificado es causada por el intenso movimiento de la larva de la avispa en su interior. Cuando la larva termina

de alimentarse, corta un orificio en la parte inferior del áfido y lo fija a la hoja con una sustancia parecida a un pegamento; el color del áfido cambia de verde a beige o dorado. Luego de esto, la larva se transforma en pupa. Después de cuatro a cinco días, la avispa emerge haciendo un orificio circular en la parte superior del áfido momificado. A una temperatura de 21°C el desarrollo de huevo a adulto toma catorce días. Las avispas se dispersan mediante su vuelo o son transportadas de dentro



Figura 4.59 Forma redonda e hinchada del áfido momificado por larva de *L. testaceipes*

los áfidos alados parasitados. La actividad parasítica de *L. testaceipes* contribuye al control de los áfidos de dos maneras: la mortalidad directa de los áfidos que causa el parasitismo y la reducción de los niveles de reproducción en los áfidos parasitados. Los pulgones parasitados detienen su reproducción en un rango de uno a cinco días, mientras que un áfido saludable puede dar nacimiento de tres a cuatro crías por día durante un periodo de veinticinco a treinta días. *L. testaceipes* es susceptible al ataque de hiperparásitos. La actividad del parasitoide en el campo puede monitorearse buscando áfidos momificados en el follaje del cultivo. Como regla general, una infestación de áfidos declina rápidamente cuando 20% de la población está momificada. En este punto, la mayoría de áfidos ya han sido parasitados, pero todavía no se convierten en momias. Normalmente, las momias aparecen de ocho a diez días luego de la oviposición por parte de las avispas. La temperatura constituye un factor importante que influye en la eficacia de las avispas como agentes de control biológico de los áfidos. Éstas se desarrollan a mayor velocidad cuando la temperatura es superior a los 18°C. Los adultos se encuentran inactivos a temperaturas inferiores a los 13°C. Sin embargo, los áfidos tienen mayor tolerancia a las temperaturas más bajas, pues continúan reproduciéndose incluso a temperaturas de 4°C.

3. *Nealiolus curculionis* (Hymenoptera: Braconidae). Sólo un pequeño número de insectos relacionados con el girasol se han convertido en plagas de importancia económica; enemigos naturales nativos como *Nealiolus curculionis* han sido un factor preponderante en la prevención en contra de ataques de plagas. *N. curculionis* es una avispa pequeña (~3 mm de longitud), de color oscuro que se ve posada en todas las estructuras de la planta del girasol. Se encuentra en plantas de girasol cultivadas y silvestres, así como en otras plantas en las que se hallan varios de sus hospederos. *N. curculionis* parasita al gorgojo del tallo de girasol *Cylindrocopturus adspersus* (Coleoptera: Curculionidae) y, al menos, otras diez especies de la familia Curculionidae, incluyendo al gorgojo rojo de la semilla del girasol *Smicronyx fulvus*, al gorgojo *Anthonomus grandis* y al curculiónido del ciruelo *Conotrachelus nenuphar*. *N. curculionis* se encuentra muy bien sincronizada con el gorgojo del tallo de girasol, por ello tiene un alto grado de adaptación a la fisiología del hospedero (véase figura 4.60).

N. curculionis pasa el invierno en el primer o segundo estadio dentro de la



Figura 4.60 *Nealiolus curculionis* (Hymenoptera: Braconidae)

larva en diapausa del gorgojo del tallo, en una cámara construida en la parte inferior del tallo o en la corona de la planta. *N. curculionis* no completa su desarrollo en una sola estación, y su huésped continúa con sus funciones luego de la parasitación. Después de la diapausa, la larva del parasitoide se desarrolla en veintiún días, luego emerge de su hospedero, continúa creciendo y alimentándose externamente del gorgojo (algunas veces consume la larva entera) y por último pupa. Desde la finalización de la diapausa hasta la emergencia en estado adulto transcurren treinta y un días. Únicamente emerge un adulto por larva de

gorgojo, los machos lo hacen cuatro días antes que las hembras. Los adultos de *N. curculionis* se observan desde finales de junio hasta finales de agosto en los campos de girasol. Las larvas del gorgojo realizan un túnel en el tallo e ingresan hasta el floema para alimentarse. Con su ovipositor, la hembra atraviesa el tallo y oviposita a la larva. Los adultos pueden vivir hasta nueve días a una temperatura de 26°C con una buena fuente de azúcares. En un estudio realizado en Dakota del Norte entre 1981 y 1991, el rango de parasitismo fue de 5 al 32% (promedio 27%), de los cuales el 96% de los parasitoides atacaron al gorgojo del tallo. Los resultados del estudio no mostraron una correlación positiva entre el porcentaje de parasitismo y la densidad del huésped, lo cual indica que la hembra del parasitoide localiza y ataca a su huésped bajo densidades poblacionales variables. Al parecer, el parasitoide es un factor consistente de mortalidad en la dinámica poblacional del gorgojo del tallo de girasol, aunque las poblaciones de adultos son ocasionalmente bajas.

4. *Peristenus digoneutis* (Hymenoptera: Braconidae). Lo descubrió en el norte de Europa el personal del Laboratorio de Control Biológico del USDA en Montpellier, Francia. Este parasitoide constituye un excelente agente de control biológico del chinche *Lygus rugulipennis* (Hemiptera: Miridae). En Norteamérica existen dos especies: *Lygus lineolaris* y *L. hesperus*, que son plagas importantes de muchos cultivos. Debido a la ausencia de enemigos naturales de estos chinches en Estados Unidos, se liberó *P. digoneutis* para controlar a *L. lineolaris* en el noreste del país y se estableció en cultivos de alfalfa. Para 1996 se encontraba en siete estados del noreste y todavía sigue dispersándose. Sin embargo, no se ha trasladado hacia el sur de la latitud 41° N, porque no se adapta a temperaturas muy cálidas. *P. digoneutis* es una avispa pequeña (3 mm de longitud) de color café y se encuentra en cultivos de alfalfa (véase figura 4.61).

En Norteamérica *P. digoneutis* parasita a *L. lineolaris*. En Francia es un efectivo parasitoide de *L. rugulipennis*. Estudios realizados en Europa y Estados Unidos demuestran que este parasitoide y especies relacionadas a *Peristenus* sólo parasitan a chinches de la familia Miridae. *P. digoneutis* pasa el invierno como pupa dentro de su capullo en el suelo y emerge en junio. Las hembras ponen un solo huevo en cada ninfa del chinche, la eclosión ocurre de cinco a siete días luego de la oviposición. La larva se alimenta del chinche y madura en un periodo de siete a diez días. Posteriormente, el parasitoide emerge del hospedero moribundo y se lanza al suelo, donde construye un capullo bajo la superficie de la tierra. *P. digoneutis* produce dos generaciones completas por año y, en apariencia, existe una tercera de forma parcial; cada una sincronizada con las generaciones del huésped. Los capullos del parasitoide tienen la capacidad de permanecer en diapausa hasta pasar el invierno. *P. digoneutis* ha reducido el número de chinches en cultivos



Figura 4.61 *Peristenus digoneutis* (Hymenoptera: Braconidae)

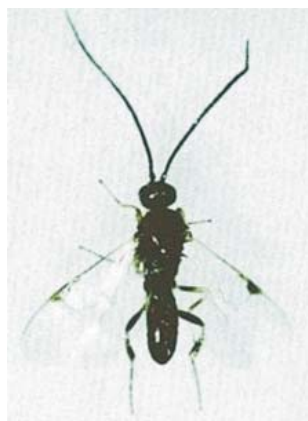


Figura 4.62 *Pholletesor ornigis* (Hymenoptera: Braconidae)

de alfalfa de Nueva Jersey en un 75%. Actualmente se realizan experimentos para lograr que el parasitoide se establezca en otros cultivos, como durazno, manzana, fríjol atacados por el chiche *L. lineolaris*.

5. *Pholletesor ornigis* (Hymenoptera: Braconidae). Avispa nativa de Norteamérica que ataca a los minadores *Phyllonorycter blancardella* y *P. crataegella* (Lepidoptera: Gracillariidae). *P. ornigis* puede verse y monitorearse con sólo abrir cuidadosamente los túneles hechos por los minadores. La larva del minador se observa fácil. Las larvas parasitadas se encuentran en constante actividad hasta el quinto estadio o la etapa prepupal. Un minador atacado por *P. ornigis* tiene la forma de un balón de fútbol americano, un poco encogido, y el capullo del parasitoide se encuentra cerca. El capullo es de color pálido con una franja o banda oscura alrededor de la parte media (véase figura 4.62).

P. ornigis pasa el invierno como prepupa dentro de su capullo en el interior del túnel de su huésped.

La primera generación del parasitoide emerge durante el periodo de caída de pétalos en el otoño. Ocurren de tres a cuatro generaciones por año y de cuatro a cinco periodos distintos de vuelo en los adultos. Las hembras adultas ovipositan en larvas del minador en tercer a quinto estadio. Cuando se parasita al primer estadio, el desarrollo de *P. ornigis*, toma cinco días adicionales en relación con los otros estadios. Esto sugiere que el retraso en el desarrollo del parasitoide ocurre hasta que el huésped alcanza el segundo estadio. El mismo retardo se reporta en otros braconidos. El tiempo total desde el huevo hasta que emerge es de veintitrés días a una temperatura de 23°C. Debido al ciclo de vida de *P. ornigis*, perfectamente sincronizado con el del minador, es un parasitoide muy eficiente durante las tres generaciones de minadores producidas por año. Las hembras de *P. ornigis* viven dos veces más y producen tres veces más descendientes que su hospedero. En laboratorio, con altas densidades de minadores, las hembras de *P. ornigis* parasitan un promedio de 370 larvas. En el sur de Canadá, el parasitismo de *P. blancardella* por *P. ornigis* fue de 10%. Un programa exitoso de control biológico de los minadores requiere la conservación de sus enemigos naturales, especialmente los parasitoides. Los adultos de *Pholletesor* vuelan durante la etapa juvenil de los minadores y los periodos de vuelo se determinan con el uso de trampas adhesivas de color amarillo o mediante monitoreos cuando los minadores se alimentan de savia. Los adultos requieren de una fuente constante de azúcares proveniente del néctar de flores o de la mielecilla producida por algunos áfidos.

Apocrita, Aculeata

Muchas especies del orden Hymenoptera son depredadores como las hormigas y las avispas, o polinizadores como las abejas. Algunas familias en las superfamilias

Chrysidoidea y Vespoidea, sin embargo, contienen algunas especies que son parasitoides.

La superfamilia Chrysidoidea consta de ocho familias. No obstante, sólo se consideran tres: Dryinidae, Bethyidae y Chrysididae.

- *Dryinidae*. Los miembros de esta familia son parasitoides de cicadélidos y otros homópteros pertenecientes a las superfamilias Cicadelloidea y Fulgoroidea. Los adultos de esta familia capturan las ninfas de sus huéspedes y les ponen los huevos entre los escleritos abdominales. Algunas especies de esta familia se han introducido para el control de plagas exóticas como la chicharrita de la caña de azúcar, *Perkinsiella saccharicida* (Homoptera: Delphacidae), el cual se ha establecido, pero no ha recibido crédito con el control de la plaga (Clausen, 1978).

- *Bethyidae*. Atacan coleópteros y lepidópteros, especialmente larvas en hábitats confinados, como hojas enrolladas o bajo material muerto. Se han estudiado algunas especies para usarlas en control biológico, por ejemplo *Cephalonomia stephanoderis* y *Prorops nasuta*, parasitoides del barrenador de la cereza del café, *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytidae) y *Goniozus legneri*, parasitoide de *Amyelois transitella* (Lepidoptera: Pyralidae) en huertos de almendros en California.

- *Chrysididae*. Dentro de esta familia existen tres subfamilias Cleptinae parasitoides de prepupas o pupas de Tenthredinidae, y Elampinae y Chrysidinae que son parasitoides (si los estados jóvenes se alimentan de las especies huéspedes) o pueden ser cleptoparasitoides (si los estados inmaduros sólo consumen los alimentos guardados por las especies huéspedes y no se alimentan en sí del huésped) de varias familias de avispas y abejas. Las subfamilias Elampinae y Chrysidinae se protegen enrollándose cuando son atacadas.

La superfamilia Vespoidea difiere de las otras dos superfamilias (Apodea y Chrysidoidea) en el Aculeata, pero probablemente no representa un linaje diferente entre Aculeata. Cuatro familias dentro Vespoidea contienen miembros parasíticos, éstas son: Tiphidae, Mutillidae, Scoliidae y Sphecidae.

- *Tiphidae*. Los miembros de esta familia son parasitoides de larvas de coleópteros. Algunas especies de la subfamilia Tiphinae realizan un hoyo en el suelo y atacan larvas de Scarabaeidae. *Tiphia popilliavora* y *Tiphia vernalis* se introdujeron a Estados Unidos para el control de *Popillia japonica* (Coleoptera: Scarabaeidae). El parasitoide se estableció y los niveles de parasitismo fueron muy altos en algunos años, pero desafortunadamente declinó y en la actualidad resulta difícil encontrarlo en la zona (Ladd y McCabe, 1966).

- *Mutillidae*. Los miembros de esta familia son parasitoides de larvas y pupas de avispas y abejas. Como este grupo de insectos contiene tan pocas especies de plagas, la familia ha sido poco considerada para el control biológico.

- *Scoliidae*. Son parasitoides de larvas de Scarabaeidae en el suelo. La especie *Scolia oryctophaga* se ha introducido para el control del Scarabaeidae de la caña de azúcar *Oryctes tarandus* (Coleoptera: Scarabaeidae), con un aparente éxito (Clausen, 1978).

- *Sphecidae*. La mayoría de los miembros de esta familia son depredadores, pero algunas especies del género *Larra* son ectoparasitoides de grillos.

Diversidad de especies de parasitoides y sus hospederos

Las investigaciones sobre la diversidad de parasitoides del orden Hymenoptera en agroecosistemas se han concentrado principalmente en el estudio de los complejos de parasitoides que atacan especies de plagas nativas en particular, así como especies exóticas. Algunas especies de plagas soportan un gran número de especies de parasitoides, como: la plaga del trigo *Mayetiola destructor* (Diptera: Cecidomyidae), la plaga del tallo de pastos y trigo *Cephus pygmaeus* (Hymenoptera: Cephidae), el curculiónido del coco *Promecotheca caeruleipennis* (Coleoptera: Curculionidae), *Pontania proxima* (Hymenoptera: Tenthredinidae) en fríjol, y el minador de la hoja del café *Perileucoptera coffeella* (Lepidoptera: Lyonetiidae). Diferentes cultivos albergan especies particulares de herbívoros, los que a su vez son atacados por una o muchas especies de parasitoides. Sin embargo, esta asociación puede cambiar según la ubicación geográfica, intensidad del manejo agrícola y los arreglos espaciales y temporales de cultivos (Waage y Greathead, 1986).

La complejidad de la comunidad de parasitoides del orden Hymenoptera, asociados con diferentes sistemas de cultivo, la determinan factores biológicos, ambientales y de manejo. En monocultivos de gran escala, la diversidad se elimina por el uso continuo de pesticidas, la simplificación de la vegetación y otros disturbios del medio ambiente. En agroecosistemas menos disturbados, además de la ausencia de pesticidas, la diversidad de parasitoides parece relacionarse con la diversidad de los cultivos, la cobertura del suelo, la presencia de malezas y la vegetación nativa adyacente a los cultivos. De hecho, los pocos estudios realizados sobre este tópico indican que la vegetación asociada con un cultivo en particular influye en el tipo, la abundancia y el tiempo de colonización de los parasitoides (Waage y Greathead, 1986). Mientras más complejo el ambiente circundante, mayor la diversidad de parasitoides que alberga.

En muchos casos, tan sólo una o dos especies de tales complejos prueban ser vitales en el control biológico natural de plagas claves (véase tabla 4.7). Por ejemplo, en los cultivos de alfalfa en California la avispa *Apanteles medicaginis* (Hymenoptera: Braconidae) cumple una función vital en la regulación del número de larvas de *Colias eurytheme* (Lepidoptera: Pieridae). En apariencia, este sistema mariposa-avispa se mueve de los tréboles nativos a los cultivos artificiales de alfalfa. Igualmente, en los cultivos de tabaco de Carolina del Norte al comienzo del verano, previo al florecimiento, cuando las plantas son más susceptibles al daño causado por el gusano cogollero *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae), la avispa *Campoletis perdistinctus* (Hymenoptera: Ichneumonidae) ejerce un alto grado de parasitismo, después del florecimiento del tabaco. Con el tiempo, el parasitismo de *C. perdistinctus* declina y la acción de otro parasitoide *Cardiochiles nigriceps* (Hymenoptera: Braconidae) se vuelve un importante factor de mortalidad para la plaga (Huffaker y Messenger, 1976). En otros casos, la que ejerce la regulación sobre una plaga específica de insectos es una combinación de muchas especies de parasitoides (Ehler, 1990).

Tabla 4.7 Principales especies de parasitoides y sus hospederos plaga

<i>Hymenoptera</i>	<i>Principales hospederos</i>
<i>Anaphes flavipes</i>	<i>Oulema melanopsis</i> , <i>O. gallaeciana</i> , <i>Lema collaris</i> , <i>Lema trilineata</i>
<i>Bathyplectes anurus</i> y <i>B. curculionis</i>	<i>Hypera postica</i> , <i>Hypera brunnipennis</i>
<i>Catolaccus grandis</i>	<i>Anthonomus grandis</i> , <i>A. hunteri</i>
<i>Cotesia glomerata</i>	<i>Pieris brassicae</i>
<i>Diadegma insulare</i>	<i>Plutella xylostella</i>
<i>Encarsia formosa</i>	<i>Trialeurodes vaporariorum</i> , <i>Bemisia tabaci</i> , <i>Bemisia argentifolii</i>
<i>Encarsia inaron</i>	<i>Siphoninus phillyreae</i>
<i>Eretmocerus californicus</i>	<i>Trialeurodes vaporariorum</i> , <i>Bemisia tabaci</i> , <i>Bemisia argentifolii</i> , <i>Trialeurodes abutlonea</i>
<i>Eriborus terebrans</i>	<i>Ostrina nubilalis</i>
<i>Lysiphlebus testaceipes</i>	<i>Myzus persicae</i> , <i>Rhopalosiphum maidis</i> , <i>Macrosiphum</i> spp.
<i>Metaphycus alberti</i>	<i>Coccus hesperidum</i>
<i>Muscidifurax raptor</i>	<i>Musca domestica</i>
<i>Nealiolus curculionis</i>	<i>Cylindrocopturus adspersus</i> , <i>Smicronyx fulvus</i> , <i>Anthonomus grandis</i> , <i>Conotrachelus nenuphar</i>
<i>Peristenus digoneutis</i>	<i>Lygus lineolaris</i> , <i>L. rugulipennis</i>
<i>Pholetesor ornigis</i>	<i>Phyllonorycter blancardella</i> , <i>P. crataegella</i>
<i>Trichogramma ostriniae</i>	<i>Ostrinia nubilalis</i> , <i>Plutella xylostella</i>
<i>Trissolcus basalis</i>	<i>Nezara viridula</i>
Díptera	Principales hospederos
<i>Pseudacteon</i> spp.	<i>Solenopsis</i> spp.
<i>Trichopoda pennipes</i>	<i>Anasa tristis</i>

Patógenos

Como la mayoría de los organismos, los insectos son susceptibles a una variedad inmensa de enfermedades agudas y fatales causadas por patógenos, los cuales pueden ser importantes en el corto plazo como reguladores de las poblaciones de insectos. Hace más de cien años existe interés de usar patógenos como controladores biológicos, y algunos se han usado con gran éxito, todo se deriva del interés de desarrollar alternativas ecológicas a los insecticidas químicos. Los patógenos son microorganismos parasíticos y causan enfermedad a sus huéspedes. Los grupos más importantes son: virus, bacterias, hongos, nematodos y protozoos.

En las enfermedades infecciosas se encuentran involucrados microorganismos patógenos. Éstos generalmente invaden y se multiplican en el insecto y se dispersan infectando otros insectos. Además se transmiten por medio de: contacto, ingestión, vectores y a veces de padres a la nueva generación.

Los patógenos son formas procariotas, o sea, organismos sin núcleo y membrana

nuclear verdaderas, como las bacterias y virus, y en el caso de hongos y protozoarios constituyen formas eucariotas, organismos con un núcleo verdadero encerrado por una membrana nuclear. Los nematodos y microorganismos más grandes y complejos se incluyen dentro de los patógenos debido al gran número de especies que causan enfermedades en los insectos.

Clasificación

No todos los microorganismos causan infección después de que alcanzan el hemocele de los insectos. Esta incapacidad para producir infección puede deberse a la resistencia característica del hospedero o a la inhabilidad del microorganismo para sobrevivir y multiplicarse en el medio ambiente del hospedero.

Los microorganismos que causan infección se dividen en patógenos potenciales, facultativos y obligados.

- *Patógenos potenciales.* Microorganismos incapaces de invadir al hospedero por medio de la pared cuticular o del tracto digestivo, requieren de la ayuda del medio ambiente para que reduzca la resistencia del hospedero o favorezca la habilidad del microorganismo de invadir el hospedero.

- *Patógenos facultativos.* Microorganismos que no requieren de un insecto debilitado. Ellos pueden invadir el insecto o no, y su reproducción puede ocurrir en el insecto. Sin embargo, la sobrevivencia de ambos, potenciales y facultativos, no depende totalmente del insecto. Éstos son patógenos fáciles de cultivar sobre medios artificiales (hongos y bacterias).

- *Patógenos obligados.* Microorganismos que requieren un insecto vivo para sobrevivir y multiplicarse. Pueden darse fuera del insecto en estado de dormancia como esporas, quistes, inclusiones virales, etc. Los patógenos obligados son: virus, protozoos y ciertos hongos y bacterias.

Daños producidos por los agentes patógenos

Una enfermedad se produce en un hospedero susceptible por el efecto de:

- Sustancias químicas o tóxicos.
- Destrucción mecánica de células y tejidos.
- Combinación de los anteriores procesos.

Existen dos tipos de toxinas producidas por los patógenos entomófagos:

- *Toxinas catabólicas.* Resultan de la descomposición de los sustratos debido a la actividad del microorganismo. Pueden originarse del sustrato o de la descomposición del patógeno. Por ejemplo, el desdoblamiento de proteínas, carbohidratos y grasas por el patógeno, que produce alcoholes tóxicos, ácidos, mercaptanos y alcaloides.

- *Toxinas anabólicas.* Sustancias sintetizadas por el patógeno. Se clasifican como exotoxinas y endotoxinas. Las *exotoxinas* se conocen como ectotoxinas, verdaderas toxinas o toxinas solubles. Éstas se secretan o pasan al exterior de las células del patógeno, están presentes en bacterias, hongos y algunos protozoarios. Por

ejemplo, algunas bacterias entomopatógenas producen proteinasas, fosfolipasas (lectinasas), quitinasas y sustancias similares o nucleotidasas (por ejemplo, β -*exotoxin o fly factor*). Hongos como *Aspergillus flavus* y *A. parasiticus* infectan insectos, crecen fácilmente en medio artificial y producen aflatoxinas tóxicas para vertebrados e insectos. *Metarhizium anisopliae* produce dextruxinas tóxicas a insectos. *Beauveria bassiana* produce proteasas, bassianolide más tóxico que beauvericina contra el gusano de seda u otros. *Entomophthora* libera toxinas proteicas. Algunos protozoos producen hipertrofia celular y estructuras similares a tumores que sugiere una reacción toxicogénica. Por su parte, el patógeno produce las *endotoxinas*, las que la célula no excreta sino que confina. Estas toxinas se liberan cuando el patógeno muere y degenera. La toxina más estudiada de un entomopatógeno es la delta-endotoxina (toxina cristalina) de *Bacillus thuringiensis*. La toxina está en un cristal proteico que se forma durante la esporulación y se localiza cerca de la espora en el esporangio bacterial.

Las propiedades más importantes de los patógenos son:

- **Infectividad y virulencia:** la infectividad es la habilidad de un microorganismo para producir infección al entrar al cuerpo de un insecto susceptible. En general una infección resulta en efectos patológicos detectables, como daños o mal funcionamiento. Sin embargo, puede no ser dañina, como es el caso de la invasión de un mutualista. El simbiote infecta y se multiplica en su hospedero, pero ninguna patología se involucra. Entonces, la infección puede resultar en una condición de no enfermedad o de enfermedad. En la infección que resulta en enfermedad, deben considerarse dos factores principales: invasión y patología de las anomalías o mal funcionamiento. En algunos casos un patógeno no necesita invadir la cavidad del cuerpo del insecto o hemocela para causar enfermedad. Este es el caso de la enfermedad bacteriana de las abejas (loque europea, que causa el *Streptococcus pluton*, confinado al lumen del intestino de la larva), en donde el insecto parece afectarse por toxinas producidas por la bacteria.

La virulencia es el poder de un microorganismo de producir enfermedad, es decir, la habilidad de un microorganismo de invadir y causar daño al hospedero. Es la capacidad de un microorganismo para evitar los mecanismos de defensa del hospedero. Un patógeno puede ser muy virulento a causa de la baja resistencia o alta susceptibilidad del hospedero, y a su vez puede tener baja virulencia por la alta resistencia o baja susceptibilidad del hospedero.

- **Patogenicidad.** Puede considerarse sinónimo de virulencia ya que se refiere a la habilidad del organismo de producir enfermedad. La diferencia es que la patogenicidad se aplica a grupos o especies de microorganismos, mientras que la virulencia se usa para referirse al grado de patogenicidad dentro del grupo o especies. La patogenicidad algunas veces se muestra como una habilidad genéticamente determinada. Entonces, puede decirse que la patogenicidad de *B. thuringiensis*, por ejemplo, es alta para lepidópteros, pero su virulencia puede variar según las condiciones como métodos de cultivo, almacenaje, formulaciones y factores ambientales.

- **Capacidad para sobrevivir o persistir.** Los microorganismos patógenos de insectos pueden persistir en el medio ambiente, esta habilidad varía de una especie

a otra. La persistencia la favorecen condiciones de humedad, baja temperatura y la protección en excrementos, cadáveres o residuos orgánicos. El suelo se considera un reservorio efectivo para la persistencia del virus VPN (41 años). En algunos microorganismos, en especial los que se transmiten transovarialmente, la persistencia en el medio ambiente biótico de hospederos primarios y secundarios, parásitos, depredadores y otros puede ser más importante que la persistencia en un medio físico.

- Capacidad para dispersarse. La infectividad de un patógeno puede relacionarse con la manera de dispersión e invasión dentro del hospedero. La dispersión puede ocurrir por medio de agentes bióticos y abióticos. La dispersión abiótica se realiza por medio del viento y lluvias. Por ejemplo, partículas virales de VPN-*Orgyia pseudotsugata* presentes en el suelo pueden ser arrastradas por el viento. Los parasitoides y depredadores son muy importantes en la dispersión de virus, y los parasitoides que se desarrollan en hospederos infectados transmiten la enfermedad (véase tabla 4.8).

- Capacidad reproductiva.

Tabla 4.8 Principales características de los patógenos de insectos

-
- Matan, reducen la reproducción, detienen el crecimiento o acortan la vida de las plagas.
 - Son generalmente específicos de las plagas.
 - Su efectividad puede depender de las condiciones ambientales y de la abundancia del hospedero.
 - El grado de control de los patógenos que ocurren naturalmente es impredecible.
 - Son relativamente lentos en su acción, por eso puede llevar varios días o más alcanzar un control efectivo.
 - Son ambientalmente seguros.
-

Los principales patógenos y nematodos que aparecen en esta sección se presentan en la tabla 4.9.

El libro *Insect pathology* de Tanada y Kaya (1993) y el *Manual of techniques in insect pathology* editado por Lacey (1997) proporcionan una información útil sobre la biología, el uso y el potencial de control de ciertos patógenos y nematodos.

Bacterias

Las bacterias son microorganismos unicelulares relativamente simples que carecen de organelos internos como núcleo y mitocondrias, y se producen por fusión binaria. Con algunas excepciones, la mayoría de las bacterias que se usan como insecticidas microbianos crecen en gran variedad de sustratos baratos, característica que facilita su producción masiva. La mayoría de las bacterias que se usan y que están en desarrollo para emplearse como agentes de control microbial son formadoras de esporas, pertenecen a la familia Bacillaceae y al género *Bacillus*. Estos bacilos patogénicos ocurren en insectos sanos y enfermos, pero también se presentan en otros hábitats como suelo, plantas, graneros y ambientes acuáticos; pueden aislarse fácilmente.

Tabla 4.9 Principales patógenos y nematodos desarrollados y utilizados como agentes de control biológico

Patógeno	Plaga principal	Referencias
Virus		
Baculovirus		
Virus de la poliedrosis nuclear	Larvas de lepidópteros Larvas de Hymenoptera (Tenthredinidae)	Federici, 1998 Granados y Federici, 1986 Adams y Bonami, 1991 Hunter-Fjita <i>et al.</i> , 1998 Miller, 1997; Treacy, 1998 Tweeten <i>et al.</i> , 1981
Virus de la granulosis	Larvas de lepidópteros	Bedford, 1981
Virus no-ocluido (<i>Oryctes</i>)	Larvas de Scarabaeidae	Zelanzny <i>et al.</i> , 1992 Aruga y Tanada, 1971
Virus de la poliedrosis Citoplásmica	Larvas de lepidópteros	Katigitri, 1981
Entomopoxviruses	Orthoptera, larvas de Scarabaeidae	Granados, 1981; Arif, 1984
Iridoviruses	Mosquitos	Anthony y Comps, 1991
Bacteria		
<i>Bacillus popilliae</i>	Larvas de Scarabaeidae	Klein, 1981; Klein, 1997
<i>Bacillus thuringiensis</i> var. <i>thuringiensis</i>	Larvas de lepidópteros	Navon, 1993 Baum <i>et al.</i> , 1998
<i>B. thuringiensis</i> var. <i>israelensis</i>	Larvas de mosquitos y otros dípteros	De Barjac y Sutherland, 1990; Becker y Margalit, 1993 Jenkins, 1998
<i>Bacillus sphaericus</i>	Larva de coleópteros Larva de mosquitos	Keller y Langenbruch, 1990 De Barjac y Sutherland, 1990 Baumann <i>et al.</i> , 1991 Charles <i>et al.</i> , 1996
Hongos		
Mastigomycotina		
<i>Coelomomyces</i> spp.	Larvas de mosquitos	Federici, 1981; Couch y Bland, 1985
<i>Lagenidium giganteum</i>	Larvas de mosquitos	Federici, 1981
Zygomycotina		
Entomophthoraceus	Áfidos, larvas de lepidópteros, coleópteros, Orthoptera	Wilding, 1981 Humber, 1989
Deuteromycotina		
<i>Beauveria bassiana</i>	Larvas de coleópteros, lepidópteros, Orthoptera	McCoy <i>et al.</i> , 1988 Wraight y Carruthers, 1998
<i>Metarhizium anisopliae</i>	Larvas de coleópteros, cicadélidos, cercopidos, cucarachas	McCoy <i>et al.</i> , 1988
<i>Verticillium lecanii</i>	Áfidos, moscas blancas	Hall, 1981; Hall y Paperiok, 1982
Microsporidia		
<i>Nosema</i> spp.	Orthoptera, larvas de mosquitos, coleópteros	Brooks, 1988; Henry, 1991
<i>Vairimorpha necatrix</i>	Larvas de lepidópteros	Maddox <i>et al.</i> , 1981 Brooks, 1988
Nematodos		
Mermithidae	Larvas de mosquitos	Petersen, 1982
Steinernematidae,	Larvas de lepidópteros, larvas de coleópteros, y Gryllotalpidae (verraquitos de tierra)	Gaugler y Kaya, 1990 Kaya y Gaugler, 1993 Grewal y Georgis, 1998
Heterorhabditidae		

Más de 90 especies de bacterias entomopatógenas se han aislado de insectos, plantas y suelos, pero unas pocas se han estudiado intensivamente. La bacteria entomopatógena más conocida y desarrollada hasta ahora es *Bacillus thuringiensis*; la cual descubrió en 1902 el japonés Ishiwata, y la aisló de cadáveres del gusano de seda *Bombyx mori* (Lepidoptera: Bombycidae). En 1938 ya existía en el mercado francés el producto Sporeine, con base en esta bacteria, para el control de lepidópteros de granos almacenados. Hasta 1961 se registró el primer producto de este tipo en Estados Unidos, y a la fecha existen más de treinta en el mercado mundial. Otra bacteria desarrollada comercialmente es *Bacillus popilliae*, que causa la enfermedad lechosa de larvas de Scarabaeidae. El primer registro se efectuó en 1948 en Estados Unidos, aunque su demanda ha sido poco uniforme, aún se encuentran en el mercado un par de estos productos. Otra bacteria de alto potencial económico es *Bacillus sphaericus*, la cual causa toxemias en larvas de mosquitos.

La clasificación de las bacterias sigue un esquema artificial, ya que aún resulta imposible establecer las relaciones evolutivas de los diferentes grupos, especialmente respecto a género y especie. Ésta se basa en caracteres tanto morfológicos como bioquímicos, de ahí que algunas bacterias pertenezcan a tal o cual género o especie si tienen la capacidad de metabolizar, de una u otra forma, una serie de compuestos presentes en el medio de cultivo.

Comparativamente, pocas bacterias provocan algún daño a los insectos. Estos daños se conocen generalmente como bacteriosis, por ejemplo las bacteriemias, que son *septicemias* causadas por bacterias, es decir, presencia de bacterias en la hemolinfa, o *toxemias*, que son enfermedades provocadas por toxinas bacterianas presentes en la hemolinfa.

Propiedades biológicas relacionadas con el control biológico

Las bacterias, en especial las diferentes subespecies de *Bacillus thuringiensis*, han sido los patógenos de insectos más usados en programas de control de insectos. Las razones para esto son: producción masiva fácil, sencillas de formular y usar en grandes programas de control, matan la plaga con facilidad (alrededor de 48 horas), tienen un espectro de actividad que incluye muchas plagas de interés económico y brindan una seguridad muy superior para los organismos benéficos y el ambiente que cualquier insecticida sintético.

Existen dos tipos de bacterias que se usan en los programas de control de insectos: 1) las que causan una infección fatal, y 2) las que matan los insectos principalmente por medio de la acción insecticida de la toxina. Un ejemplo del primer caso es *Bacillus popilliae*, una bacteria que infecta y mata a las larvas de Coleoptera, en particular aquellas de la familia Scarabaeidae que viven en el suelo (Klein, 1997). El segundo tipo lo ejemplifica *Bacillus thuringiensis*, una especie que produce una toxina (compuesta por una proteína: delta-endotoxina y un nucleótido: exotoxina) capaz de matar insectos que estén o no directamente asociados con la bacteria (véase tabla 4.10).

Tabla 4.10 Características principales de las bacterias entomopatógenas

Algunas de las características principales de las bacterias entomopatógenas son:

- Hospederos: larvas de coleópteros, lepidópteros y dípteros.
- Características de ataque: las larvas dejan de alimentarse; se secan y compactan; mueren y se descomponen.
- Cultivos: los que son atacados por las especies hospederas.
- Disponibilidad comercial: muchas especies y variedades.

Bacterias que atacan a los insectos

Entre las principales especies de bacterias que atacan a los insectos se encuentran:

Bacillus larvae

Esta bacteria causa la enfermedad de las abejas que se conoce como *loque americana*. La larva se torna café oscuro cuando está infectada, y después se transforma en una masa putrefacta dentro de la celdilla. Las abejas adultas transmiten las esporas (típicas del género *Bacillus*) de una celdilla a otra. 5.000 esporas son suficientes para causar la muerte a la larva, las cuales penetran con el alimento y germinan en el lumen del mesenteron (intestino medio). Éstas se dividen y penetran al epitelio del mesenteron, al que degradan y luego invaden la hemolinfa y causan una bacteremia aguda que eventualmente provoca la muerte del individuo. Los cadáveres informes y putrefactos son sólo grandes cúmulos de esporas, que si bien se forman durante todo el periodo de la infección, la mayoría se presentan hasta el final. Esta especie de bacterias es muy específica hacia su hospedero. No infecta a ningún otro tipo de insectos y no crece en medios artificiales. A diferencia de la mayoría de los entomopatógenos, por razones obvias, éste resulta dañino para el hombre, pues causa aproximadamente 5% de pérdidas en la industria de la miel, tanto en México como en Estados Unidos.

Bacillus sphaericus

Bacteria que ha recibido gran atención en los últimos años, como agente de control de mosquitos. Su forma es típicamente bacilar; excepto que presenta una amplia expansión en el lugar donde se forma la endospora, la cual es por completo esférica. *Bacillus sphaericus* presenta diferentes razas, algunas de ellas son patogénicas para insectos. Singer (1990) proporciona una tabla de razas y una revisión histórica de los estudios hechos con *B sphaericus* y las propiedades de esta bacteria. Las razas patogénicas se han aislado en muchos países y están disponibles en el comercio puesto que el organismo puede producirse vía fermentación. Esta bacteria se encuentra de forma común en el suelo, el agua contaminada orgánicamente y otros tipos de hábitats. La actividad insecticida se debe a la toxina de naturaleza proteica, cuyos monómeros se arreglan en latice, forman matrices cristalinas de diferente

forma y tamaño, pero todas se unen con fuerza al exosporidium, de ahí que se le llame cristal a la estructura tóxica. La toxina es tan potente como los insecticidas sintéticos. Las larvas deben ingerirla en un medio acuático, para luego disolverse en el mesenteron y causar lisis a las células epiteliales. Su modo de acción es muy similar al de *Bacillus thuringiensis* (ver p. 18). La reproducción de la bacteria ocurre saprofiticamente después de que el insecto haya muerto (Singer, 1987). Esta bacteria puede criarse con facilidad en medios artificiales por su alta capacidad saprofita; sin embargo, su actividad insecticida es muy específica, pues se restringe hacia las larvas de mosquitos, en especial al género *Culex* (Wraight *et al.*, 1981). Su capacidad de crecer en medios artificiales ha hecho que algunas compañías productoras de *Bacillus thuringiensis* estén próximas a lanzar al mercado productos basados en esta bacteria, en especial por la ventaja que presenta mantenerse activa por un lapso mucho mayor en el hábitat acuático.

Bacillus popilliae

Esta bacteria tiene importancia tanto desde el punto de vista práctico como desde el histórico. Fue la primera bacteria entomopatógena estudiada y registrada como bioinsecticida en Estados Unidos, lo que se logró principalmente por los estudios de Sam Dutky en la década del cuarenta. Al igual que *B. larvae*, esta bacteria es un parásito obligado y específico. *B. popilliae* es una bacteria Gram-negativa que forma esporas, las especies relacionadas son patógenos de larvas de Scarabaeidae y son importantes como agentes potenciales contra plagas de pastos, como *Popillia Japonica*, que causa la llamada *enfermedad lechosa*, ya que su sintomatología más distintiva es el aspecto lechoso (blanquecino opaco) de la hemolinfa de las larvas infectadas. Esto se debe a la gran cantidad de esporas, propias de la bacteremia que causa este patógeno en la hemolinfa, la cual, en condiciones normales, debe presentar un aspecto translúcido (Luthy, 1986). Existe otra bacteria *Bacillus lentimorbus* que causa la misma enfermedad y que es tan similar a *B. popilliae* que en ocasiones sólo se le reconoce como el tipo B de esta especie. La única diferencia entre *B. popilliae* y *B. lentimorbus* es la ausencia de un cuerpo parasporal unido al exosporium propio de esta última. Ambas especies infectan las larvas por ingestión. Aún no es claro el papel que juega el cuerpo parasporal o cristal de *B. popilliae*, pero una vez en el intestino medio, las esporas germinan y se reproducen e inician la infección al epitelio intestinal. Normalmente, la larva utiliza un mecanismo de defensa conocido como cápsula melanótica, por su aspecto oscuro; ésta es una capa de hemocitos que se forma alrededor de la pared intestinal como barrera a la infección de la hemolinfa. Dicha cápsula no detiene una infección aguda y las bacterias que invadieron el epitelio intestinal eventualmente pasan a la hemolinfa, y causan una bacteremia. Aquí las bacterias se reproducen de forma profunda hasta inducir el aspecto lechoso de la hemolinfa, cuando las células vegetativas esporulan. Es posible encontrar hasta 10⁹ esporas/ml de hemolinfa.

Las esporas que ingieren las larvas del escarabajo germinan en los intestinos luego de dos días. En periodos de dos a tres días se alcanza el número máximo de células vegetativas. Para entonces, algunas de estas células han penetrado las paredes



Figura 4.63 Larvas de *Popillia japonica* infestado con esporas de *Bacillus popilliae*

del intestino y empiezan a desarrollarse en la hemolinfa. En esta etapa también se forman unas pocas esporas, pero la fase principal de esporulación ocurre luego de catorce a veintiún días, cuando las larvas desarrollan la apariencia lechosa típica (véase figura 4.63).

Como ambas especies, *B. popilliae* y *B. lentimorbus* son parásitos obligados, resulta imposible producirlos en medios artificiales, de ahí que los productos comerciales basados en estas

bacterias son homogeneizados de cadáveres de larvas colectadas en el campo (por ser poco práctico mantener una colonia de escarabajos) que se infectaron artificialmente, mantenidas hasta su muerte, maceradas, filtradas, homogeneizadas y formuladas, lo cual aumenta de forma considerable los costos de producción. Ésta es la base técnica de productos como Doom o Japademic, que se utilizan principalmente para el control del escarabajo japonés *Popillia japonica* y otros escarabajos plagas de pastos. Una de las grandes ventajas de estos productos es su alta residualidad, ya que las esporas pueden mantenerse activas hasta por siete años, sin necesidad de efectuar otra aplicación. Esto compensa el alto costo de los productos.

Las ventajas de usar formulaciones comerciales de *B. popilliae* son:

- Alto grado de especificidad, únicamente afectan a *P. japonica*. Los enemigos naturales y depredadores no se atacan.
- Son completamente seguras para los humanos y otros vertebrados.
- La compatibilidad con otros agentes de control biológico.
- Su periodo alto de persistencia en el campo.

Las desventajas son las siguientes:

- Alto costo de producción *in vivo*. El requerimiento de usar insectos vivos para la producción de esporas ha hecho muy costosa la producción de este patógeno y ha sido un gran limitante para su uso comercial.
- Su acción es lenta.
- No afecta a los escarabajos adultos.
- El tratamiento es más efectivo cuando se aplica en áreas extensas.
- *Bacillus popilliae* resulta muy difícil de separar de sus especies más cercanas.

La determinación de las especies se basa prácticamente en la morfología de la célula de esporulación y del espectro de sus huéspedes.

• Alto grado de especificidad, porque si el campo es atacado por varias especies a la vez, *B. popilliae* únicamente afecta a *P. japonica*.

Bacillus thuringiensis

Al igual que las bacterias antes citadas, esta bacteria es esporogénica y Gram-positiva. Su descubrimiento se remota a 1902, cuando el japonés Ishiwata la aisló de una larva enferma del gusano de seda *Bombyx mori* (Lepidoptera; Bombycidae). Las pruebas preliminares demostraron su alta capacidad insecticida, por eso, se le llamó *sotto bacillus* (*sotto* significa muerte súbita en japonés). También destacó la presencia de un cuerpo romboidal al lado de la espora. Sin embargo, sólo hasta 1915, en Alemania, Berliner reaisló esta misma bacteria a partir de larvas de la palomilla de los graneros *Ephesia kuehniella* (Lepidoptera: Pyralidae), la describió y la denominó *Bacillus thuringiensis* (*Bt*), en honor a la provincia alemana de Thuringen, donde se colectaron dichas larvas. Aunque se hicieron algunos ensayos de campo y en 1938 se produjo en Francia un insecticida con base en esta bacteria, no se llevaron a cabo otros estudios básicos. En 1951 Steinhaus la rescató de su colección de bacterias para realizar pruebas de campo sorprendentemente exitosas. Durante los cincuenta, investigadores canadienses correlacionaron la presencia del cristal o cuerpo parasporal con la toxicidad e iniciaron su caracterización morfológica y bioquímica. Su desarrollo biotecnológico fue tan acelerado que en 1961 ya estaba en el mercado estadounidense un bioinsecticida basado en esta bacteria para el control de algunos lepidópteros. Durante las décadas de los sesenta y setenta la producción de *Bt* tuvo algunos altibajos, pero repuntó a principios de los ochenta, con auge en la segunda mitad de esta misma década, hecho que aún no culmina, y que ha impulsado el descubrimiento de dos nuevos patotipos: uno en 1976, activo contra mosquitos y otro en 1982, activo contra coleópteros.

Dentro de la cauterización de *Bt*, la peculiaridad más distintiva es la presencia de un cuerpo parasporal comúnmente llamado cristal, el cual se forma de manera simultánea con la esporulación. Al igual que el cristal de *B. sphaericus* y *B. popilliae*, su denominación se debe a la conformación en latice de sus moléculas. También estos cristales son de naturaleza proteica; pero a diferencia de las otras especies, *Bt* forma un cristal discreto, mucho más notorio y separado de la endospora. Este cristal proteico posee la capacidad insecticida propia de esta bacteria. La gran mayoría de los serotipos, variedades y cepas conocidas presentan un cristal bipiramidal con cierta variación de tamaño y forma. Este cristal normalmente presenta toxicidad a una gran diversidad de larvas de lepidópteros, lo que incluye un número significativo de plagas agrícolas. Éste es el llamado *patotipo I*. El cuerpo parasporal, sin embargo, varía en su forma, al variar el patotipo. Es decir, las cepas que presentan alta toxicidad para mosquitos y jejenes (y con menor actividad, hacia otros dípteros nematóceros), muestran un cristal irregular en su forma, aunque tiende a la esfericidad. Un aspecto distintivo de este tipo de cristal es la complejidad de su ultraestructura, ya que lo forman tres o cuatro inclusiones diferentes, correspondientes a las distintas proteínas que lo componen. Éste se denomina *patotipo II*, que se aisló por primera vez en 1976, en Israel. El último es el *patotipo III*, el cual se descubrió en 1982, en Alemania. Su actividad se restringe a algunas especies de coleópteros, principalmente crisomélidos y curculiónidos. En este patotipo el cristal muestra una forma cuadrada y aplanada. No presenta inclusiones internas

y la proteína que lo conforma posee aproximadamente la mitad del peso molecular de los otros dos patotipos.

En la actualidad existe una gran cantidad de cepas de *Bt*, aisladas de diferentes partes del mundo. Con el objeto de diferenciar los diversos aislamientos, se han tratado de establecer los parámetros que ayudarían a reconocer una cepa de otra. Uno de estos parámetros consiste en la serotipificación. Esta técnica se basa en la reacción cruzada de las proteínas flagelares de *Bt*, contra los antígenos producidos a partir de las cepas tipo. Actualmente se conocen veintiocho grupos; sin embargo, a raíz de que algunos presentan subgrupos (por ejemplo: H-3a3b, H-6a6c, etc.), el número de serotipos es mayor. A su vez, a cada serotipo corresponde un nombre varietal o subespecífico (en el caso particular de *Bt* la variedad y la subespecie se manejan de manera indistinta) de tal forma que las diferentes variedades de *Bt* se reconocen más ampliamente por su tercer apelativo. Así, el serotipo H-3a3b corresponde a la variedad *kurstaki*; el serotipo H-14, a la variedad *israelensis*; el serotipo H-8a8b, a la variedad *tenebrionis*; el serotipo H-7, a la variedad *aizawai* y así sucesivamente (Herrnstadt *et al.*, 1987).

Rango de hospederos:

- *Bt* variedad *tenebrionis*: larvas de coleópteros.
- *Bt* variedad *kurstaki*: larvas de lepidópteros.
- *Bt* variedad *israelensis*: larvas de dípteros.
- *Bt* variedad *aizawai*: larvas de lepidópteros (véase figura 4.64).

Similar a las otras bacterias ya mencionadas, *Bt* requiere que se ingiera para que efectúe su efecto patotóxico. La bacteria sin el cristal no tiene la capacidad de invadir el hospedero. Al ingerirse el complejo espora-cristal, los cristales se disuelven en el mesenteron debido a su contenido altamente alcalino. Una vez disuelto, las proteínas del cristal sufren proteólisis por las proteasas digestivas del insecto; sin embargo, su degradación no es completa, pues queda intacta una proteína de -65 kDa. Ésta

se llama *delta-endotoxina* y adquiere una conformación tridimensional que le confiere gran especificidad para acoplarse a un componente glicoproteico de la membrana de las células epiteliales, comúnmente llamado *receptor*. Esta unión desequilibra la estructura de la membrana y “abre” un poro por el cual penetran iones seguidos de agua. El exceso de agua en el citoplasma de las células epiteliales provoca una distensión excesiva de los organelos membranosos, y de la propia célula en su



Figura 4.64 Larvas atacadas por *Bacillus thuringiensis*

totalidad, hasta que ésta revienta. Unas pocas células dañadas podrían reemplazarse rápido por otras nuevas, sin que ocurran consecuencias fatales; sin embargo, cantidades suficientes de delta-endotoxina normalmente destruyen amplias áreas del epitelio, las cuales se manifiestan en huecos por donde pasa el contenido alcalino del mesenteron hacia la hemolinfa (que presenta un pH casi neutro) y la hemolinfa hacia el lumen del mesenteron. Estos dos fenómenos traen consigo dos consecuencias dañinas para el insecto. Por un lado, al aumentar el pH de la hemolinfa, la conducción nerviosa cesa y la larva se paraliza. Esto implica que deja de comer y, por tanto, se detiene el daño al cultivo; en consecuencia, la larva muere de inanición. Por otro lado, al disminuir el pH del contenido estomacal crea un ambiente favorable para la germinación de las esporas ingeridas junto con los cristales e inicia la proliferación de las bacterias en el individuo paralizado y, posteriormente, en el cadáver, puede sobrevenir la muerte por septicemia (Becker *et al.*, 1991). Aunque las larvas muertas contienen gran cantidad de esporas y cristales, no representan focos de infección para otros individuos, ya que, desafortunadamente, *Bt* posee una residualidad muy atenuada en el campo, en especial por el efecto degradador de los rayos UV del sol (véase figura 4.65).

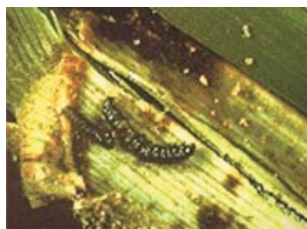


Figura 4.65 Pigmentación clásica de las larvas atacadas por *Bacillus thuringiensis*

Las larvas afectadas por *Bt* se vuelven inactivas, dejan de alimentarse, regurgitan su alimento y su excremento es acuoso. La cabeza puede aparecer un poco más grande de lo usual. La larva muere en unos cuantos días o semanas. Su cuerpo se torna de color café-negro conforme se descompone. Algunas bacterias de ocurrencia natural pueden ocasionar epizootias, en especial si la población de la plaga se encuentra bajo condiciones de estrés por falta de alimento, por bajas temperaturas o por sobrepoblación. Para el empleo exitoso de formulaciones de *Bt* se requiere aplicarla a especies de insectos específicas, en una etapa susceptible de su desarrollo y a la concentración y temperatura correctas. Usualmente, las larvas jóvenes son las

más susceptibles. No todas las especies poseen igual susceptibilidad a *Bt*. Incluso, algunas especies de *Plutella* han desarrollado resistencia a las toxinas de la variedad *kurstaki*. Las formulaciones de *Bt* pueden desactivarse si son expuestas a los rayos solares directos. La lluvia o el exceso de riego también pueden reducir la eficacia de este entomopatógeno, pues se lava del follaje. La resistencia de plagas a *Bacillus thuringiensis* la desarrollan algunas especies de insectos o expuestas a aplicaciones frecuentes de *Bt*. (Tabashnik *et al.*, 1990) (véase figura 4.66).

Los bioinsecticidas a base de *Bt* se producen en gigantescos fermentadores (birreactores), cuyos medios artificiales se basan en el uso de diversos materiales orgánicos (como: harina de soya, sangre en polvo, harina de semillas de algodón, etc.). Una vez que la fermentación llega a su fase de autólisis (cuando la pared del esporangio se degrada y libera a la espora y al cristal, por separado), el fermento se concentra por centrifugación o por secado atomizado. Este concentrado se homogeniza, se estandariza (normalmente por medio de bioensayos, para determinar la

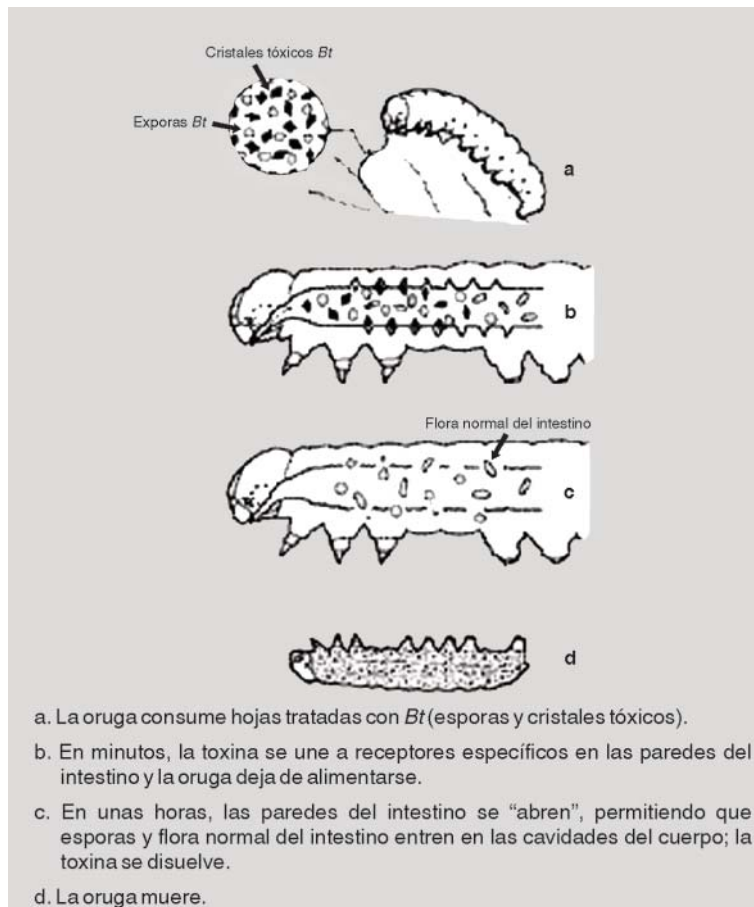


Figura 4.66 Mecanismo de acción de *B. thuringiensis* variedad *kurstaki*

actividad de cada producto de fermentación) y se formula de acuerdo con su presentación comercial (polvo humectante, suspensión, gránulos, croquetas, etc.). De forma habitual, la concentración de los productos a base de *Bt* varía entre 2 y 10%, según la actividad de la cepa y de la potencia que se requiere del producto. Su formulación regularmente permite el uso del equipo convencional para su aplicación.

Como se menciona antes, *Bt* muestra actividad contra un gran número de larvas de lepidópteros, contra larvas de mosquitos y jejenes, y contra algunas especies de coleópteros. La especificidad que muestra contra estos insectos representa una de las grandes ventajas de este bioinsecticida, ya que resulta por completo inocuo a otro tipo de insectos, especialmente los benéficos. De esta forma, su eficiencia en el manejo ecológico de plagas es muy alta. Asimismo, existe un cúmulo de evidencias que certifican su inocuidad hacia vertebrados (incluyendo al hombre), lo cual hace

de *Bt*, junto con su incapacidad de contaminar el medio ambiente, una de las alternativas ecológicas más atractivas.

Los genes de la toxina de *Bacillus thuringiensis* se han aislado e incorporado dentro de otras bacterias para la producción comercial de toxinas y también dentro de plantas. Los investigadores han modificado genéticamente la estructura de algunas variedades de plantas para que produzcan de forma natural la toxina de *Bt*. Este proceso ha llevado a la producción de líneas de tabaco, algodón, maíz, tomate, papa y otros resistentes (a los insectos), para proporcionar protección contra plagas (organismos genéticamente modificados) (Vaeck *et al.*, 1987).

Serratia entomophila

Nueva bacteria desarrollada como agente microbiano para el control de *Costelytra zealandica* (Coleoptera: Scarabaeidae), una de las principales plagas de pastos en Nueva Zelanda. Esta bacteria se produce fácilmente en condiciones de laboratorio, y puede producirse a altas densidades, como 4×10^{10} células por mililitro. La exitosa forma de producción masiva de esta bacteria llevó a una alta comercialización y en la actualidad *S. entomophila* se usa para tratar pasturas en Nueva Zelanda con dosis de un litro por hectárea. Las formulaciones líquidas de esta bacteria viva que no forma esporas se administran con equipo de aplicación de superficie (Jackson *et al.*, 1992).

Hongos

Los hongos constituyen un grupo diverso de organismos eucariotas que se distinguen de otros por la presencia de una pared celular, como en las plantas, pero carecen de cloroplastos y, por tanto, de la habilidad para realizar fotosíntesis.

Los hongos pueden vivir como saprofitos o como parásitos de plantas y animales, y su crecimiento requiere alimento orgánico que obtienen por absorción desde los sustratos sobre los cuales viven. Presentan una fase vegetativa unicelular (levaduras) o filamentos (hifas) que forma el micelio. Las hifas con paredes de quitina o celulosa son uninucleadas, multinucleadas o cenocíticas.

Los hongos representan los principales microorganismos descritos como causantes de enfermedades en insectos. Algunos de ellos son patógenos obligados como *Coelomomyces*, *Entomophthora* y otros facultativos, y pueden desarrollarse en ausencia del huésped. Los hongos se encuentran asociados a insectos pertenecientes a diferentes órdenes. El estado inmaduro (ninfa o larva) es en general el más atacado. Su especificidad a un huésped varía, algunos tienen un amplio rango de hospederos, mientras que otros están restringidos a una especie de insecto.

Los hongos se clasifican en cinco subdivisiones importantes y éstas reflejan la evolución de su biología, desde hábitats acuáticos a terrestres. Por ejemplo, especies del género *Coelomomyces* y *Lagenidium* (subdivisión Mastigomycotina) son acuáticos y producen zoosporas móviles durante su reproducción, mientras que los miembros del género *Metharhizium* y *Beauveria* (subdivisión Deuteromycotina) son terrestres y se reproducen y diseminan vía conidias no-móviles (Humber, 1990).

A diferencia de otros patógenos, los hongos usualmente infectan los insectos mediante una penetración activa a través de la cutícula, esta característica los vuelve más atractivos como controladores de insectos chupadores. Sin embargo, la transmisión transovárica se ha demostrado en las levaduras mutualistas. Existen reportes de invasión oral, por medio de espiráculos u otras aberturas externas en el caso de hongos *Metarhizium anisopliae* y *Beauveria*; penetración por medio de acción enzimática y física como es el caso de *Beauveria bassiana* y *Paecilomyces farinosus*, los cuales producen proteasa y quitinasa. En el caso de tegumentos suaves, la hifa o tubo germinativo penetra directamente sin la formación de apresorios. El tubo germinativo produce un apresorio y con frecuencia placas de penetración y cuerpos hifales, en el caso de cutículas gruesas.

El ciclo de vida típico inicia con una espora, que puede ser una espora móvil o una conidia, la cual llega a la cutícula del insecto. Posteriormente y bajo condiciones óptimas, la espora germina, produce un tubo germinativo que crece y penetra al interior de la cutícula dentro del hemocoele. Una vez en la hemolinfa, el hongo coloniza el insecto. Al inicio de la infección se observan pocos o ningún signo o síntoma, excepto por algunos puntos necróticos. El insecto pierde motilidad y apetito. Internamente existen cambios en el contenido proteico de la hemolinfa. Los insectos en general retienen su forma. La colonización completa del cuerpo del insecto requiere siete a diez días, después de los cuales el insecto muere. Algunos hongos producen toxinas pépticas durante el crecimiento vegetativo, con estas razas la muerte de los insectos ocurre en 48 horas. En consecuencia, si las condiciones son favorables, lo que significa un ambiente con humedad relativa alta (90% o más) en la época cercana a la muerte del insecto, el micelio formará estructuras reproductivas y esporas, así completa el ciclo de vida. Según el tipo y especies de hongos, éstos se reproducen interna o externamente y pueden ser esporas móviles, esporas resistentes, sporangia o conidia. A las esporas las lleva el viento, la lluvia u otros insectos que pueden expandir la infección. Los cuerpos de los insectos muertos pueden encontrarse sobre el follaje, en algunas ocasiones se encuentran cubiertos por el micelio del hongo, en otras se observa el hongo que emerge de las articulaciones y segmentos del cuerpo. Los hongos entomopatógenos requieren de una humedad alta para poder infectar a su huésped, por eso, las epizootias naturales son más comunes durante condiciones de alta humedad. La eficacia de estos hongos contra los insectos plaga depende de los siguientes factores:

- Especie o cepa específicas del hongo patógeno.
- Etapa de vida susceptible del hospedero.
- Humedad y temperatura adecuadas.

Desde el punto de vista de control microbiano, la habilidad de los hongos para infectar insectos vía cutícula les otorga una ventaja mayor sobre los virus, bacterias y protozoos. Si los hongos pueden desarrollarse efectivamente, son muy útiles en el control de un rango amplio de insectos plaga con aparato bucal chupador de interés económico, como ácidos, cicadélidos, moscas blancas, thrips y escamas. Los hongos entomopatógenos tienen un potencial epizootico considerable: pueden dispersarse rápidamente a través de una población y provocar que colapse en pocas semanas. Debido a que penetran el cuerpo de su huésped, pueden infectar a insectos chupadores

como áfidos y moscas blancas, los cuales no son susceptibles al ataque de bacterias y virus. Los hongos se encuentran en la mayoría de los cultivos como soya, hortalizas, algodón, cítricos, especies forestales y ornamentales. Existen hongos acuáticos que infectan a las larvas de algunos mosquitos y la mayoría de insectos plaga son susceptibles a los hongos entomopatógenos. Algunos hongos, como *Entomophthora* y especies relacionadas, son específicos a un grupo de insectos; otros, como *Beauveria*, tienen un rango más amplio de hospederos.

Los hongos son uno de los patógenos más comunes que causan enfermedad en insectos en el campo. Además, epidemias de enfermedades causadas por hongos bajo condiciones favorables, con frecuencia conllevan a epizootias espectaculares que disminuyen las poblaciones de insectos específicos en grandes áreas. Como resultado, hace más de un siglo existe gran interés en usar hongos para el control de insectos, y los primeros esfuerzos fueron con el empleo de *Metarhizium anisopliae* para el control de la plaga del trigo *Anisoplia austriaca* (Coleoptera: Scarabaeidae) en Rusia (Steinhaus, 1963). Desde esta primera iniciativa se han presentado muchos esfuerzos para desarrollar comercialmente los hongos como insecticidas microbianos. *M. anisopliae* y *Beauveria bassiana* se producen y usan con gran éxito en países como Brasil, Cuba, China y Rusia. La compañía Mycotech, en Estados Unidos, ha desarrollado una nueva estrategia de fermentación para producir *B. bassiana* para el control de insectos. Los productos producidos con este método se encuentran ahora en el mercado y su evaluación se ha hecho para el control de coleópteros plaga en el suelo, áfidos y moscas blancas en invernadero y para el control de poblaciones grandes de langostas.

Formulaciones comerciales de *Metarhizium anisopliae* se emplean para el control de las cucarachas. *Beauveria bassiana* cepa GHA (Mycotrol GH-OF y Mycotrol GH-ES) se emplea para controlar saltamontes, langostas y grillos en cultivos de alfalfa, pastos, maíz, papa, girasol, soya, remolacha azucarera, etc. *Paecilomyces fumosoroseus* cepa 97 se utiliza en cultivos ornamentales para controlar a moscas blancas, áfidos, trips y ácaros. Adicionalmente, también se encuentran hongos antagonistas para combatir varias enfermedades fungales, como es el caso de *Trichoderma* spp.

Muchos hongos entomopatógenos se encuentran naturalmente en el suelo. Existe evidencia de que la aplicación de agroquímicos al suelo puede inhibir o matar a estos organismos. Por ejemplo, concentraciones bajas de algunos herbicidas pueden limitar severamente la germinación y desarrollo de las esporas de *Beauveria bassiana*.

La literatura sobre la biología y el uso potencial de muchas especies de hongos es muy extensa y la cubre muy bien el libro de McCoy *et al.* (1988). El intento aquí ha sido, básicamente, sumar las características críticas de la biología de hongos que son candidatos potenciales para el control de insectos, y por medio de ejemplos ilustrar las ventajas y desventajas de estos microorganismos como agentes de control biológico.

Algunas especies de insectos son particularmente susceptibles al ataque de hongos entomopatógenos (véase tabla 4.11). Estos hongos son muy específicos al grado de género o especie, por eso no infectan a plantas ni animales.

Tabla 4.11 Principales tipos de hongos patógenos considerados para el control microbial

<i>Subdivisión Fungal</i>	<i>Género</i>	<i>Estado infeccioso</i>	<i>Insecto a controlar</i>
<i>Mastigomycotina</i>			
Clases Chytridiomycetes	<i>Coelomomyces</i>	Zoosporas	Larva de mosquito
Clase Oomycetes	<i>Lagenidium</i>	Zoosporas	Larva de mosquito
<i>Zygomycotina</i>			
Clase Zygomycetes	<i>Conidiobolus</i>	Conidia	Áfidos
	<i>Entomophaga</i>	Conidia	Cicadélidos, larvas de lepidópteros
	<i>Zoophthora</i>	Conidia	Áfidos, larvas de lepidópteros y coleópteros
<i>Deuteromycotina</i>			
Clase Hyphomycetes	<i>Beauveria</i>	Conidia	Coleópteros, lepidópteros, cicadélidos
	<i>Metarhizium</i>	Conidia	Cicadélidos, pentatomidos
	<i>Nomurea</i>	Conidia	Larvas lepidópteros
	<i>Paecilomyces</i>	Conidia	Moscas blancas, cicadélidos
	<i>Verticillium</i>	Conidia	Áfidos, moscas blancas, escamas

Subdivisión Deuteromycotina

Esta subdivisión constituye el grupo de mayor importancia por la gran variedad de géneros que se usan en el control microbiano de insectos. Este grupo se conoce también como *grupo imperfecto*, y lo componen especies conocidas sólo por su forma asexual (De Hoog, 1972; McCoy, 1981).

Entre los géneros más importantes se encuentran:

- *Beauveria bassiana*, con un amplio rango de hospederos.
- *Metarhizium anisopliae*, con un rango de hospederos que incluye importantes plagas del suelo y especies de mosca blanca de gran trascendencia económica.
- *Nomurea rileyi*, importante controlador de *Anticarsia gemmatilis* (Lepidoptera: Noctuidae).
- *Paecilomyces spp.*, destacado controlador de lepidópteros.
- *Verticillium lecanii* y *Aschersonia Aleyrodinis*, se consideran por su efectivo control de moscas blancas, áfidos y escamas.
- *Hirsutella thompsonii*, importante controlador de ácaros de la familia Euryophidae.

Dentro de los Deuteromycetes se encuentra un grupo de hongos que causa la enfermedad que se conoce como muscardina. El término “muscardina” se aplicó para *Beauveria bassiana*.

La muscardina blanca, causada por *B. bassiana*, fue la primera enfermedad de insectos de origen fungoso con que se mostró la naturaleza patogénica y contagiosa

del hongo infectando el gusano de seda. *B. bassiana* ocurre en todo el mundo y tiene una de las listas de hospederos más grandes entre los hongos imperfectos. Los hospederos se encuentran entre los órdenes Lepidoptera, Coleoptera, Hemiptera, Diptera e Hymenoptera.

La muscardina verde, que causa *Metarhizium anisopliae*, es un hongo común y ampliamente distribuido como *B. bassiana*; con un vasto rango de hospederos (200 spp.). Este hongo fue aislado por el investigador ruso Metchnikoff (1879) a partir del escarabajo *Anisoplia austriaca* (Coleoptera: Scarabaeidae), quien sugirió su utilización como agente microbial en contra de plagas de insectos. *M. anisopliae* joven presenta una colonia blanca, pero cuando madura las colonias se tornan verde oscuro. Este hongo presenta dos tipos de conidias cortas (*M. a. minor*) y esporas largas (*M. a. major*). Estas formas varían en virulencia e infectan diferentes hospederos.

Estudios sobre el desarrollo de *B. bassiana* en el desfoliador *Diprion similis* (Hymenoptera: Diprionidae) y de *M. anisopliae* sobre larvas de elateridos, han aclarado la histopatología de estos hongos, los cuales penetran su hospedero por medios físicos, formación de células apresonales y penetración e invasión del hemocele. Además, estos hongos producen micotoxinas (metabolito secundario) que se detectan en el cultivo cuando éstos se desarrollan. *B. bassiana* produce toxinas como: beauvericina; ciclopeptidasa; bassianolide, que es tóxica cuando se inyecta en el hemocele o cuando el insecto la ingiere; y boberin, altamente tóxica para lepidópteros y cuyo desarrollo comercial lo realizan los rusos. En el caso de *Metarhizium* se han aislado varias toxinas designadas como destrucinas A, B, C, D y Mesmetil-destrucina. Estas toxinas causan parálisis tetánica. Las toxinas se liberan durante la digestión de las esporas en el intestino medio.



Figura 4.67 Ataque típico por *Beauveria bassiana* (Deuteromycotina: Hyphomycetes)

Beauveria bassiana (Deuteromycotina: Hyphomycetes)

Hongo entomopatógeno que se encuentra naturalmente en algunas plantas y en el suelo. Las epizootias son favorecidas por climas templados y húmedos. Las larvas infectadas se tornan de color blanco o gris. *Beauveria* se utiliza como insecticida microbiano en algunos países. Tiene una lista extensa de hospederos que incluye a moscas blancas, áfidos, saltamontes, termitas, escarabajos, gorgojos, chinches, hormigas y mariposas (véase figura 4.67).

Desafortunadamente, enemigos naturales como las mariquitas también son susceptibles. Un método de aplicación que evite el daño a enemigos naturales lo constituye el uso de trampas o cebos de feromonas contaminados con el hongo, los cuales sólo atraen a especies específicas. Existen diferentes cepas de *Beauveria* que exhiben una considerable variación en cuanto a su virulencia, patogenicidad y rango de hospederos. En el suelo se desempeñan como saprófito.

Metarhizium spp. (Deuteromycotina: Hyphomycetes)

Este hongo se ha probado como enemigo natural de *Diabrotica* spp., gorgojos y otros escarabajos. Posee un amplio rango de hospederos; se emplea extensivamente en Brasil en cultivos de alfalfa y caña de azúcar contra chinches de la familia Cercopidae.

Culicinomyces

Constituye otro género dentro de los Deuteromycetes que incluye patógenos facultativos de mosquitos. La infección de las larvas de mosquitos se inicia por la ingestión de conidias, las cuales se adhieren a la cutícula quitinosa del intestino anterior o posterior. Las conidias germinan e invaden el hemocele. En altas concentraciones de conidias las larvas mueren a las veinticuatro o cuarenta y ocho horas. *Culicinomyces* se transmite de larva a pupa y es diseminada por los adultos, que posteriormente mueren. Este hongo infecta varias especies de *Anopheles*, *Aedes*, *Culex*, *Culiseta*, *Psorophora* y *Uranotaenia* (Diptera: Culicidae).

Nomurea rileyi

Hongo que se conoce como el causante de las epizootias al final de la estación de crecimiento del cultivo de varias plagas de lepidópteros en soya. *N. rileyi* en algún tiempo se designó como el género *Spicarla*. Este hongo infecta un gran número de larvas de lepidópteros como *Anticarsia*, *Heliothis zea*, *H. virescens* y *Trichoplusia ni* (Lepidoptera: Noctuide). En la soya nuevas infecciones se realizan por medio de las conidias (esporas) que persisten sobre las hojas y en el suelo. En larvas expuestas a *N. rileyi* después de dos días se observa la penetración de hifas a través de la cutícula, de los espiráculos (células traqueales) y poros de células sensoriales. Después de cinco o seis días de la exposición a conidias se encuentran cuerpos hifales en el hemocele, las células sanguíneas y células adiposas son invadidas. El insecto muere a los cinco días y medio, después los cuerpos hifales se ramifican y forman los conidióforos y conidias. La presencia de quitinasas ocurre a las veinte horas de iniciada la infección y una alta cantidad de lipasas y proteasas se detectan a las veinticuatro y treinta y seis horas después de que las esporas estén en contacto con el insecto. Pruebas con *N. rileyi* han mostrado diferencias en susceptibilidad dependiendo del hospedero, por ejemplo, una concentración de 310 conidias/mm² de superficie foliar mató 100% de las larvas de *Trichoplusia ni* (segundo estadio) expuestas a los aislamientos Missouri, Florida y Brasil. Sin embargo, las larvas de *Anticarsia* no fueron susceptibles o ligeramente susceptibles al aislamiento Missouri, Florida y Mississippi de *N. rileyi*. El aislamiento brasileño de *N. rileyi*, por el contrario, provocó 90% de mortalidad (Ignoffo *et al.*; 1976).

Paecilomyces

Este género se encuentra por lo general en la naturaleza en un amplio rango de hos-

pederos, principalmente larvas de lepidópteros. Su infección se conoce comúnmente como muscardina amarilla. Algunos hongos en este género son: *P. fumosoroseus*, *P. amoeneroseus*, *P. javanicus*, *P. ramosus*, *P. coleopterorum*, *P. tenuipes*, *P. cicadae*, *P. lilacinus* y *P. cinnamomeus*. El estado perfecto de estas especies se encuentra en los géneros de *Ascomycetes*, *Byssochlamys*, *Talaromyces*, *Thermoascus*.

Hirsutella spp. Muscardina roja

Este género incluye cerca de treinta especies que infectan casi todos los grupos taxonómicos de insectos y algunos ácaros. *Hirsutella lecaniicola* constituye la forma conidial de *Cordyceps clavulata*. Algunos de estos hongos son altamente virulentos, por ejemplo, *H. thompsonii* ataca al ácaro de los cítricos *Phyllocoptruta oleivora* (Acari: Eriophyidae). Son candidatos promisorios para el control microbial, pero su crecimiento y esporulación en medio sólido es lento.

Verticillium lecanii

Este género es un patógeno común en escamas en regiones tropicales y semitropicales. Se conoce como *halo blanco* por la apariencia blanquecina del micelio alrededor de los bordes de las escamas, pero también infecta otros insectos, además de escamas. La infección de *V. lecanii* sobre el áfido *Macrosiphoniella sanborni* (Homoptera: Aphididae) se caracteriza porque el hongo esporula sobre el áfido vivo, el cual dispersa las esporas durante los cuatro a seis días que dura el periodo de infección. La esporulación ocurre sobre las patas, antenas y algunas veces cornículos, pero rara vez sobre el tórax y el abdomen. El áfido infectado continúa reproduciéndose. Cuando los áfidos se infectan con altas dosis de conidias o blastosporas, éstos mueren en 48 horas. Sobre toda la superficie del áfido se desarrolla abundante crecimiento hifal y esporulación, pero los tejidos internos no son invadidos como en el caso de áfidos infectados con bajas dosis de conidia. El micelio de *V. lecanii* produce las toxinas cyclopeptidasa y bassianolide, que también produce *B. bassiana*.

Aschersonia

Este género posee conidias alargadas, septadas, picnidia, que forman un estroma fungoso; generalmente de colores vivos; parásitos de moscas blancas y escamas. *A. Aleyrodis* se utiliza en contra de *Dialeurodes* spp. y otras moscas blancas (Homoptera: Aleyrodidae), resulta efectivo en periodos húmedos y calientes, los mejores resultados se obtienen en árboles con sombra en los cuales la aspersión es suficiente para detener el ataque de moscas blancas.

Subdivisión Zygomycotina

Dentro de la subdivisión Zygomycotina (Zygomycetes) se encuentran pocos patógenos de insectos. En la familia Entomophthoraceae se incluyen siete géneros, cinco

de los cuales son patógenos de insectos: *Entomophthora*, *Conidiobolus*, *Basidiobolus*, *Massospora* y *Stranwellsea*.

Entomophthora

Género constituido por varias especies y formas entomógenas (Waterhouse, 1973). Se caracteriza por la presencia de conidias, las cuales se descargan fuertemente a partir del conidioforo, así como por la presencia de cuerpos hifales con paredes gruesas o clamidosporas o esporas de reposo. Los insectos hospederos se encuentran en 32 familias en los órdenes Hemiptera, Diptera, Lepidoptera, Coleoptera, Orthoptera e Hymenoptera. Algunas especies infectan un amplio rango de hospederos, otras se restringen a un grupo de insectos. Algunos de los patógenos más comunes de áfidos son: *E. aphidis*, *E. fiesenii*, *E. oscura*, *E. planchoriana*, *E. virulenta*, *E. sphaerosperma*. El insecto que atacan estos hongos pierde motilidad y queda adherido a la superficie de las plantas (momificado), por medio de rizoides que produce el hongo. Cuando la humedad es alta, el hongo esporula enviando fuera del cuerpo los conidioforos; las conidias se descargan con fuerza y forman una aureola alrededor del cadáver.

Entomophaga grylli (Zygomycetes: Entomophthorales)

E. grylli constituye un complejo de especies que posee dos patotipos distintivos en Norteamérica: *E. macleodii* y *E. calopteni*. *E. grylli* se identifica con facilidad en el campo (véase figura 4.68).



Figura 4.68 Ataque típico por *Entomophaga grylli* (Zygomycetes: Entomophthorales)

Antes de morir, los saltamontes infectados se desplazan hacia las partes superiores de las plantas, donde quedan firmemente agarrados durante varios días hasta su muerte. *E. macleodii* infecta a saltamontes de la subfamilia Oedipodinae y *E. calopteni* a los saltamontes del género *Melanoplus* (Orthoptera: Acrididae). Los miembros de este complejo de especies pueden diferenciarse de acuerdo con sus patrones de crecimiento, formación o carencia de las conidias primarias, tamaño y número de núcleos de las conidias, perfiles de polimorfismo, hábitat y rango de hospederos. *E. calopteni* es monocíclico, es decir, forma esporas de descanso durante el invierno y permite que el ciclo de la enfermedad ocurra en los años subsecuentes.

E. macleodii y *E. praxibuli* son policíclicos, es decir, se caracterizan por la formación de conidias asexuales y esporas de descanso durante el invierno. Las epizootias periódicas de los saltamontes en Norteamérica se atribuyen a *E. grylli*. En Australia, *E. praxibuli* causa epizootias en poblaciones de saltamontes bajo condiciones secas. Actualmente, el complejo de *E. grylli* tiene limitaciones como agente de control biológico porque no puede producirse de forma masiva, además depende de las condiciones climáticas para actuar. Adicionalmente, existen más de 600 especies

de saltamontes en Norteamérica, por eso resulta poco viable realizar pruebas de susceptibilidad en cada una de ellas.

Entomophthora muscae (*E. schizophorae*) (Zygomycetes: Entomophthorales)

Entomophthora muscae ocasiona una enfermedad fungal muy conocida de los dípteros adultos, con amplio rango de hospederos potenciales. Inicialmente la describió Cohn en 1855, a partir de una epizootia en moscas domésticas. La infección de la mosca doméstica con *E. muscae* se caracteriza por un abdomen distendido. Las membranas intersegmentales del abdomen hinchado forman un patrón de bandas característico. Por lo general, un halo de conidias rodea al cadáver de la mosca. La liberación de éstas, llamada *ducha conidial*, tiene que ver con la transmisión de la enfermedad, es decir, otras moscas se infectan cuando entran en contacto directo con estas conidias (véase figura 4.69).



Figura 4.69 Ataque típico de *Entomophthora muscae* (*E. schizophorae*) (Zygomycetes: Entomophthorales)

Las epizootias de *E. muscae* ocurren durante la primavera y el otoño, especialmente en las regiones templadas. La esporulación coincide con los periodos húmedos y templados, donde hay abundancia de hospederos. Las epizootias de *E. muscae* se observan en dípteros de las familias Muscidae, Calliphoridae, Sarcophagidae, Tachinidae, Drosophilidae, Scatophagidae, Culicidae y Syrphidae. Por lo menos, existen dos formas de conidias producidas por *E. muscae*. Las conidias primarias, más grandes, se producen luego de la muerte de la mosca, en este momento es posible que no haya hospederos disponibles para las conidias primarias, por lo que se originan unas conidias secundarias más pequeñas a partir de las conidias primarias. Las conidias se producen en el ápice del conidioforo, y cuando maduran se liberan y se esparcen por áreas cercanas. Las conidias pueden caer sobre moscas no

infectadas que se encuentran en las cercanías. Las conidias germinan en pocas horas y el tubo germinativo comienza a penetrar en la cutícula del huésped. Una vez dentro del sistema circulatorio de éste, el citoplasma sale del tubo germinativo y empieza a circular por la hemolinfa. El hongo se reproduce en la hemolinfa de su huésped y la consume de forma progresiva en un periodo de cinco a siete días. Aproximadamente tres horas luego de la muerte del insecto, los conidioforos empiezan a emerger de las membranas intersegmentales para iniciar la “ducha de conidias”. Al parecer, las epizootias reciben influencia de factores abióticos, en particular de la temperatura. Durante el verano, cuando la temperatura es alta, la prevalencia de la enfermedad decrece considerablemente, pero aumenta conforme la temperatura se vuelve más templada. En estudios realizados en dos fincas lecheras en Nebraska, de 76 a 80% de las poblaciones de moscas fueron infectadas por *E. muscae*. En ensayos de laboratorio,

las moscas infectadas con *E. muscae* presentaron fiebre, pues controlan la infección mediante el aumento de la temperatura, la cual inhibe el desarrollo del hongo. Los residuos de insecticidas también inhiben significativamente la germinación de las conidias primarias. La permetrina tiene el efecto menos inhibitorio, seguida del tetraclorvinfos/diclorvinfos, carbaryl, malatión y dimetoato.

Entomophaga maimaiga (Zygomycetes: Entomophthorales)

Su presencia puede detectarse en las larvas de la polilla gitana *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae) en estadios tardíos, las cuales mueren colgadas de las ramas cuando son infectadas. Los cadáveres caen paulatinamente en la base de las plantas. Se encuentran cuerpos hifales dentro del organismo de los insectos infectados, así como un micelio productor de esporas que emerge de los cadáveres, el cual se descompone luego de que las conidias se han liberado de forma activa.

Las esporas de descanso poseen treinta micrómetros de diámetro y se encuentran dentro de los estadios tardíos de las larvas de la polilla *L. dispar*. *E. maimaiga* habita principalmente en árboles de hojas anchas y coníferas. Se encuentran grandes cantidades de esporas de descanso en la base de los árboles en los que han muerto larvas infectadas. Con base en estudios de laboratorio, parece que *E. maimaiga* es específico de la familia Lymantriidae, sin embargo, puede infectar en bajas proporciones a miembros de las familias Noctuidae y Lasiocampidae.

Las especies pertenecientes a los hongos Entomophthorales poseen varios ciclos de vida y las conidias tienen corto tiempo de duración. Las esporas se liberan activamente de los cadáveres y de inmediato pueden ocasionar una infección. Los cuerpos hifales se desarrollan dentro del cuerpo de su huésped; el micelio crece fuera del cadáver. Las esporas de descanso se producen en el interior del cuerpo del huésped durante etapas larvales tardías y es necesario que atraviesen por un periodo de dormancia. De las epizootias de *E. maimaiga* ocurridas en Norteamérica en poblaciones de *L. dispar* durante 1989 y 1990, se concluyó que este hongo es un agente importante de control biológico, en comparación con los virus de la poliedrosis nuclear (VPN), que requieren de altas poblaciones de la polilla para causar una epizootia, *E. maimaiga* puede ocasionar infecciones en poblaciones bajas. Estudios realizados demuestran que en 1996 la defoliación producida por *L. dispar* declinó en más de 85% en relación con los niveles de 1995 en once estados de Estados Unidos. El caso más dramático ocurrió en Virginia, donde ya no hubo defoliación durante 1996, en comparación con los 850.000 acres defoliados en 1995. Durante cada primavera, *E. maimaiga* inicia la infección cuando las esporas de descanso germinan para producir conidias. Como se encuentra gran cantidad de conidias en la base de los árboles, no se recomienda remover el suelo ya que puede disminuir el número de esporas en la superficie de éste y, por tanto, el nivel de infección.

Subdivisión Mastigomycotina

La subdivisión Mastigomycotina (Phycomycetes) incluye hongos que se agrupan con

base en su propagación asexual, cuya espora posee uno o dos flagelos y está adaptada para la locomoción en medio líquido. Las formas patógenas se encuentran en las clases Chytridiomycetes y Oomycetes.

Dentro de los Chytridiomycetes se destaca el género *Coelomomyces*. La especie *C. stegomyi* se aisló del mosquito *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae). Existen cerca de treinta especies ampliamente distribuidas en todo el mundo. Éstos son patógenos obligados de mosquitos y otros artrópodos que sirven como hospederos alternantes.

Coelomomyces

Para su desarrollo requiere de un hospedero alternante; las zoosporas presentes en larvas de mosquitos infectan otros artrópodos acuáticos, como los copépodos, y las zoosporas provenientes de copépodos infectan sólo larvas de mosquitos. En el copépodo se desarrollan tales gametofitos de color ámbar o naranja; los primeros producen gametos femeninos y los segundos, gametos masculinos. *Coelomomyces* ataca los diferentes instares larvales. Algunas especies infectan una sola especie de mosquito, mientras otras tienen un amplio rango de hospederos, por ejemplo *C. indiana* ataca diecisiete especies en tres géneros de mosquitos.

Dentro de los Oomycetes, el orden Lagenidiales incluye un grupo heterogéneo, en el cual las especies patógenas de mosquitos se agrupan en el género *Lagenidium*.

Lagenidium

Las zoosporas de este hongo infectan por vía oral o por medio del tegumento. Este hongo es un patógeno facultativo capaz de crecer saprofiticamente. *L. giganteum* utiliza la trehalosa del mosquito infectado, lo que resulta en la reducción de las reservas de la larva que alteran la fisiología del mosquito. *L. giganteum* infecta varias especies de mosquitos de los géneros *Aedes*, *Culex*, *Anopheles*, *Culiseta* (Diptera: Culicidae). La infección ocurre en dos o tres días, según el estado de desarrollo del huésped, las larvas jóvenes (primer y segundo instar) mueren rápidamente, las larvas maduras mueren a los tres o cuatro días. Después de formarse los cuerpos hifales ocurre una septación y se originan los esporangios. Éstos forman tubos de salida a través de la cutícula por medio de una vesícula en la cual se forman las zoosporas.

Virus

El reconocimiento de los virus como agentes patógenos de insectos parece remontarse al año 1909, cuando B. Wahl mostró que el agente causante de la enfermedad de *Lymantria monacha* (Lepidoptera: Lymantriidae) pasaba a través de filtros. Cornalia y Maestri, quienes trabajaban por separado, asociaron en 1856 la enfermedad del gusano de seda *Bombyx mori* (Lepidoptera: Bombycidae) con la presencia de cuerpos poliédricos, pero la demostración formal de su asociación con la enfermedad del gusano de seda la proporcionó Bolle en 1894. Después de casi cuarenta años,

E. Steinhaus publicó su trabajo sobre microbiología de insectos (1946), donde menciona 47 insectos asociados a enfermedades virales. En contraste, en la actualidad existen más de 1.270 asociaciones de insecto-virus reconocidas, y más del 70% involucran Lepidoptera como hospederos, 14% en Diptera, 7% en Hymenoptera, 5% en Coleoptera y el restante 4% en Orthoptera, Isoptera, Hemiptera y Neuroptera (Martignoni e Iwai, 1981).

Todos los virus son parásitos intracelulares obligados y, por tanto, deben cultivarse en hospederos vivos. Los virus patogénicos de artrópodos pueden clasificarse según la naturaleza de la forma molecular (ADN o RNA simple o doble). Cada uno de estos grupos se subdivide en virus cuya partícula o virión está embebida en una matriz proteica (virus ocluido) y virus en los que el virión se encuentra libre en la célula infectada. Cada uno de estos grupos se subdivide con base en su morfología (varilla, ovoide, icosaédrico, forma de bala, etc.), en su fisiología y características químicas. La presencia de cuerpos de inclusión constituye un medio fácil y rápido para reconocerlos bajo el microscopio compuesto.

Por ejemplo, entre las familias más conocidas por tener formas de doble ADN se encuentran: Baculoviridae, Polydnviridae, Poxviridae, Ascoviridae, Iridoviridae. La familia Parvoviridae contiene formas de ADN simples. Las familias Reoviridae, Nodaviridae, Picornaviridae, Tetraviridae, Birnaviridae, Rhabdoviridae, Calciviridae, Togaviridae, Bunyaviridae y Flaviviridae son RNA virus, todos con formas simples, excepto Reoviridae y Birnaviridae (Tanada y Kaya, 1993).

Baculoviridae

Estos virus constituyen el 71% de los virus que presentan inclusiones virales; este grupo se asocia sólo a artrópodos e insectos; característica que ha hecho que la Organización Mundial de la Salud recomiende los baculovirus como el grupo más seguro para utilizarse en programas de control, ya que sólo atacan a los insectos y otros artrópodos. Como algunos virus humanos, son usualmente pequeños en extremo (menos de la millonésima de un milímetro), y se componen principalmente de ADN, en el cual se encuentra la información para su establecimiento y reproducción. Debido a que este material genético lo destruyen con facilidad los rayos ultravioleta o las condiciones del intestino de su huésped, una partícula infecciosa de baculovirus (virión) está protegida por una capa proteica llamada *polihedrón*. La mayoría de los baculovirus deben ser ingeridos por su hospedero para producir una infección (véase figura 4.70).

Características de los baculovirus

Los baculovirus tienen doble cadena de ADN, son de forma bacilar o de varilla. En la mayoría de los casos se incluyen en una cubierta proteica cristalina que constituye el cuerpo de inclusión. La presencia o ausencia de esta cubierta y la manera en que los nucleocapsides se organizan y forman una cubierta protectora alrededor de un núcleo de ADN-proteína, constituye un medio de clasificación dentro de la familia.

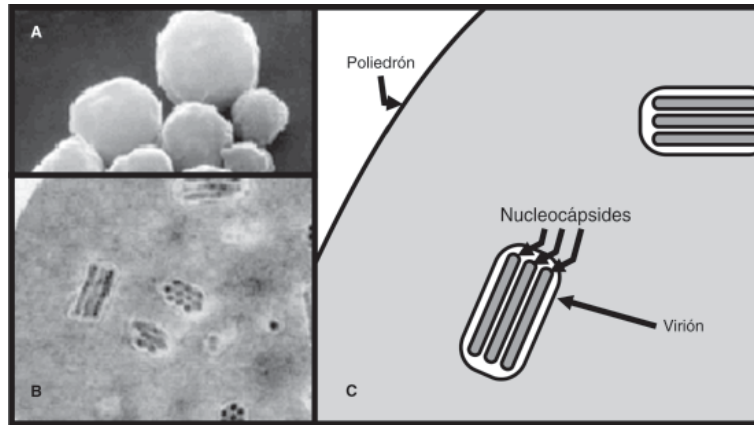


Figura 4.70 Forma típica familia Baculoviridae

El subgrupo (A) son virus que causan la poliedrosis nuclear (VPN). Presentan viriones embebidos al azar en una matriz cristalina llamada *poliedrin*. Las inclusiones virales, poliédricas, poseen tamaño variable. El VPN de *Autographa californica* (Lepidoptera: Noctuidae) produce poliedros (tetraedros) en la mayoría de los hospederos que infecta. La forma del virión difiere si es que el nucleocapside está embebido en forma simple (VPNS) o en forma múltiple (VPNM).

El subgrupo (B) son los virus de la granulosis (VG). Subgrupo que tiene uno o raramente dos viriones embebidos en un cuerpo de inclusión en forma de cigarro o cuboidal, en cuyo caso la proteína cristalina se conoce como *g-nulin*.

El subgrupo (C) reúne a los virus asociados al escarabajo *Oryctes rhinoceros* (Coleoptera; Scarabaeidae). En este caso no se forman cuerpos virales y el nucleocapside está siempre embebido en forma simple dentro del virión.

Los virus entomopatógenos específicos pueden ser agentes de control natural muy efectivos de muchas especies de larvas de lepidópteros. Muchas cepas del VPN y del VG se encuentran en bajo nivel en muchas poblaciones de insectos plaga. Pero cuando se desatan epizootias pueden devastar a las poblaciones de algunas plagas, principalmente cuando éstas son altas.

Estos virus necesitan que un insecto los ingiera para causar una infección, pero también pueden transmitirse durante el apareamiento o la oviposición. Asimismo, los virus se transmiten por medio de los parasitoides o depredadores, los cuales dispersan el virus físicamente a través de una población. Un método potencial en la transmisión de virus se presenta directamente por medio del huevo que incorpora el virus en su genoma. Las infecciones de este tipo pueden permanecer ocultas o expresarse en algún estado larval de la progenie. Los baculovirus también se transmiten por medio de agentes abióticos como el viento y la lluvia. Se ha postulado que la iniciación de una epizootia de VPN en *Orgyia pseudotsugata* (Lepidoptera Lymantriidae) se debe a las partículas que existen en el suelo, las cuales han sobrevivido por más de diez

años. El VPN de *Colias eurytheme* (Lepidoptera: Pieridae), parece que se dispersa por el agua de riego.

La principal vía de entrada de los virus es la oral. Los cuerpos de inclusión en el intestino medio son afectados por el medio alcalino, el cual actúa sobre la matriz proteica y libera el nucleocapside. Las enzimas presentes en los cuerpos de inclusión, aparentemente actúan sobre la membrana peritrófica y permiten el paso de los viriones a través de las células columnares. El nucleocapside desnudo entra a la célula y deja la cubierta del virión en la superficie (una y media a cuatro horas después de la infección). El nucleocapside se mueve rápidamente al núcleo, lugar donde se alinean poros. En el caso del VPN el nucleocapside pasa intacto a través de los poros, mientras que en el caso de VG, y posiblemente del virus *Oryctes*, sólo pasa al núcleo el ADN.

Después de la invasión del ADN infectivo, en el núcleo ocurre un periodo de eclipse, antes de que aparezca la progenie del virus. Durante este tiempo el núcleo se alarga y desarrolla un estroma viral en el lugar donde ocurre la replicación viral. Los capsides se sintetizan en este estado y una nueva cubierta se desarrolla. En Lepidoptera y Diptera los capsides en el intestino se mueven a otros tejidos para iniciar otros ciclos de infección. En Hymenoptera el ciclo total de producción de virus tiene lugar en las células del intestino medio.

Para infectar otros tejidos, los nucleocapsides deben pasar a través de la membrana basal de las células columnares a la hemolinfa. La progenie de nucleocapsides inicia la infección de células susceptibles y órganos de los insectos. En Lepidoptera éstos incluyen hemocitos, tejido adiposo, hipodermis, matriz traqueal, músculos, ganglios y células pericardiales. Los virus se desarrollan en el núcleo de tejidos susceptibles, acompañados por la síntesis de inclusiones virales, y culminan en la destrucción del núcleo de órganos y en la muerte del huésped.

Los virus invaden el organismo del insecto a través del intestino. Se reproducen en varios tejidos y afectan la fisiología, alimentación, movimiento y reproducción de su huésped (véase figura 4.71).

Los síntomas se relacionan con el tipo de virus. Por ejemplo, las larvas infectadas con el VPN tienden a migrar a las partes altas de la planta. Se manifiesta una reducción en la cantidad de alimento ingerido, disminución en la fecundidad y fertilidad.



Figura 4.71 Arriba, larva infectada con el virus de la granulosis arriba. Abajo, larva sana

Las larvas se tornan de color blanco granulado, oscuras y con flacidez general al morir. Las especies de insectos atacados por el virus de la granulosis se vuelven de color blanco lechoso y dejan de alimentarse. La larva se encuentra generalmente colgada de ramas u hojas en posición invertida. Al romperse la hipodermis se liberan los cuerpos de inclusión, los cuales contaminan las plantas adyacentes que sirven de alimento al insecto huésped, cuya muerte por una infección viral ocurre entre tres a ocho días.

Una epizootia de ocurrencia natural que produce un virus puede disminuir considerablemente la población de una plaga. Epizootias naturales de ba-

culovirus son frecuentes en Lepidoptera e Hymenoptera (Tenthredinoidea), lo que ocasiona alta mortalidad larval y una alta reducción en la población. El desarrollo de una epizootia requiere varias generaciones del hospedero y como consecuencia tiende a ser más rápido en insectos con varias generaciones. Además es esencial que el virus tenga una alta capacidad infectiva, y que éste pueda persistir en sucesivas generaciones del huésped.

Los baculovirus pueden persistir dentro o fuera del huésped. La transmisión del virus por medio del estado adulto tiene un alto potencial para la persistencia y dispersión del virus. Dos formas de transmisión pueden reconocerse: *transovum* (contaminación externa) o transovarial (dentro del huevo). La transmisión del virus puede tomar de días a semanas, pero si las condiciones son óptimas, la población entera de la plaga puede colapsar. En algunos casos, la combinación de enemigos naturales y virus entomopatógenos puede mantener a las poblaciones de la plaga en niveles aceptables. El porcentaje de mortalidad por el ataque de virus puede llegar de 28 a 40%.

Existen evidencias de que el suelo constituye un reservorio a largo plazo para la persistencia del virus. Los virus presentes en el suelo pueden recircularse a la planta en la cual se alimenta el insecto huésped. Los baculovirus persisten sobre plantas ya sea como cadáveres sobre la superficie de la corteza y sobre el follaje. La existencia de cadáveres se considera como un medio importante de persistir en el bosque durante el invierno. Los virus que invernan de esta manera podrían contaminar la superficie de los huevos del hospedero invernante, por ejemplo el VPN de *Malacosoma fragile* (Lepidoptera: Lasiocampidae) que ocasiona epizootias en la siguiente primavera.

La persistencia de baculovirus sobre el follaje es importante ya que éste se ingiere en las hojas. Se ha comprobado que las partículas virales pueden penetrar en la hoja, por ejemplo, los cuerpos poliédricos, en el caso del virus VG de *Phthorimaea operculella* (Lepidoptera: Gelechiidae) cuando se asperjan sobre hojas de papa penetran a la cavidad estomacal y quedan mejor protegidos de la acción solar.

La familia Baculoviridae ha sido la de mayor interés como agente potencial de control biológico. Esta familia incluye el virus de la polyedrosis nuclear, el virus de la granulosis y el virus no ocluido de *Oryctes rhinoceros*.

- *Virus de la poliedrosis nuclear (VPN)*. Generalmente muy virulento y la infección de grandes poblaciones de insectos hospederos ocasiona el colapso espectacular de la población. VPN puede afectar a muchas especies de larvas de lepidópteros plaga como *Autographa californica* (Lepidoptera: Noctuidae), *Heliothis (Helicoverpa) zea* (Lepidoptera: Noctuidae), *Pieris rapae* (Lepidoptera: Pieridae), *Trichoplusia* spp. (Lepidoptera: Noctuidae), *Alabama argillacea* (Lepidoptera: Noctuidae), *Cadra cautella* (Lepidoptera: Pyralidae), *Choristoneura occidentales* (Lepidoptera: Tortricidae), *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Pyralidae), *Orgyia pseudotsugata* (Lepidoptera: Lymantriidae), etc.

- *Virus de la granulosis (VG)*. Las inclusiones virales son más pequeñas que las de VPN, y se observan como gránulos brillantes en constante movimiento. Estos virus se limitan a lepidópteros, incluyendo algunas de las plagas más importantes de cultivos agrícolas y forestales.

- *Virus Oryctes rhinoceros*. Infecta tanto larvas como adultos de coleópteros

Scarabaeidae, los cuales incrementan el volumen de hemolinfa. La dispersión de este virus se lleva a cabo durante la defecación de los adultos.

Los virus de insectos muestran variación en especificidad según el grupo que se considere. Ignoffo y Hink (1971) revisaron la información existente sobre especificidad de los virus y concluyeron que los virus no ocluidos en el cuerpo viral pueden transmitirse a gran número de hospederos. Por otro lado, los VG y el VPN se consideraron altamente específicos. Por ejemplo, el VPN de *Gilpina hercyniae* no se transmite a otros huéspedes, incluyendo especies cercanas en el género *Diprion*. Sin embargo, el VG de *Heliothis armigera* y de la palomilla del manzano *Cydia pomonella* pueden transmitirlos genéricamente, pero el VPN de *Anticarsia gemmantalis* tiene amplia infectividad en el ámbito genérico y de familia. El ejemplo con mayor número de hospederos lo representa el VPN de *Autographa californica*. Este virus infecta hospederos presentes en nueve familias de palomillas (Arctiidae, Geometridae, Gelechiidae, Lasiocampidae, Lyonetidae, Noctuidae, Pyralidae, Saturniidae e Yponomeutidae). *A. californica*-VPN se aisló por primera vez en 1960 de una larva enferma en cultivos de alfalfa en California. Su amplio espectro ha captado el interés mundial para utilizarse como agente de control microbiano.

En la tabla 4.12 se encuentra información relacionada con los productos hechos a base de baculovirus, los insectos hospederos y los cultivos atacados por la plaga.

Tabla 4.12 Principales productos a base de baculovirus y los insectos hospederos que controlan

Cultivos	Insectos plaga	Virus usados	Nombre comercial
Manzana, pera, ciruela y nogal	<i>Cydia pomonella</i>	Virus de la granulosis de <i>C. pomonella</i> .	Cyd-X
Col, tomate y algodón	<i>Plutella xylostella</i> , <i>Helicoverpa armigera</i> , <i>Phthorimaea operculella</i> y <i>Endopiza viteana</i>	Virus de la poliedrosis nuclear de <i>P. xylostella</i> .	Mamestrín
Algodón, maíz y tomate	<i>Spodoptera littoralis</i>	Virus de la poliedrosis nuclear de <i>S. littoralis</i>	Spodopterín
Algodón y hortalizas	<i>Helicoverpa zea</i> y <i>Heliothis virescens</i>	Virus de la poliedrosis nuclear de <i>H. sep.</i>	Gem star LC, Bistro, Éclair
Moralizes y flores	<i>Spodoptera exigua</i>	Virus de la poliedrosis nuclear de <i>S. exigua</i>	Spod-X
Hortalizas	<i>Anagrapha falcifera</i>	Virus de la poliedrosis nuclear de <i>A. falcifera</i>	Ninguno por el momento
Alfalfa y otros cultivos	<i>Autographa californica</i>	Virus de la poliedrosis nuclear de <i>A. californica</i>	Gusano Biological
Especies forestales	<i>Orgyia pseudotsugata</i>	Virus de la poliedrosis nuclear de <i>O. pseudo-tsugata</i>	Pesticide TM Biocontrol
Especies forestales	<i>Lymantria dispar</i>	Virus de la poliedrosis nuclear de <i>L. dispar</i>	Gypchek

Fuxa (1990) describe veintiocho casos en los que se usaron baculovirus en intentos para controlar insectos plaga. De éstos, quince casos involucran la introducción del virus y su establecimiento permanente, y en trece el virus simplemente se usó como control biológico aumentativo. Muchos de estos casos involucran el virus de la poliedrosis nuclear; cuatro el virus de la granulosis y uno el virus *Oryctes rhinoceros*.

Algunos de los virus empleados exitosamente para el control biológico son: el VPN de *Gilpinia hercyniae* (Hymenoptera: Diprionidae), una plaga importante de forestales en Canadá que se controló de forma permanente después de la introducción accidental del virus (Balch y Bird, 1944); el virus no ocluido de *Oryctes rhinoceros* (Coleoptera: Scarabaeidae), plaga en palma de coco que se controló por más de tres años después de la introducción del virus (Zelanzny *et al.*, 1990), y el VPN de *Anticarsia gemmantalis* (Lepidoptera: Noctuidae), un defoliador de soya en Brasil, el cual se maneja mediante aplicaciones aumentativas del virus (Moscardi, 1983). Los agricultores en Brasil saben que si ellos colectan las larvas que han muerto por causa del virus, las licuan con agua y las asperjan a los cultivos, también causan la muerte a otras larvas.

La mayoría de baculovirus que se usan como agentes de control biológico pertenecen al género *Nucleo polyhedrovirus*. Estos virus son excelentes candidatos para la elaboración de bioinsecticidas debido a su especificidad. Han demostrado que no producen efectos negativos en las plantas, mamíferos, aves, peces y otros insectos.

Virus producidos masivamente en laboratorio se han aplicado en áreas limitadas con mucho éxito. En ensayos en el estado de Maryland, las aplicaciones del virus de la granulosis fueron tan efectivas como las de *Bt*. En otros ensayos en Nueva York, la aplicación de este mismo virus resultó igualmente efectiva que la acción de los pesticidas sintéticos.

En muchos lugares se emplean feromonas para atraer a los machos hacia estaciones contaminadas con el VPN y así ayudan a dispersar el virus dentro de las poblaciones.

Actualmente, el USDA realiza aplicaciones aéreas del VPN de la polilla gitana *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae) en cientos de hectáreas por año. El producto aplicado, registrado con el nombre de Gypchek, resulta efectivo contra las polillas gitanas, pero es inofensivo para otros organismos. Por otro lado, la alta especificidad de los baculovirus puede considerarse como una desventaja, ya que los productores están acostumbrados a usar un solo producto para controlar gran variedad de plagas. En la actualidad, los investigadores tratan de usar técnicas de ingeniería genética para expandir el rango de hospederos de los virus. Se han realizado liberaciones exitosas de estos baculovirus modificados genéticamente en el Reino Unido y en Estados Unidos. Compañías como Dupont, Biosys, American Cyanamid y Agrivirion, entre otras, trabajan en el desarrollo de insecticidas virales. Recientemente, Biosys lanzó dos productos basados en baculovirus (Spod-X y Gemstar). El primero para controlar a *Spodoptera exigua*; y el segundo para *Heliothis (Helicoverpa) zea*.

En resumen, podemos decir que los baculovirus pueden encontrarse en cualquier lugar donde se hallen sus huéspedes. Como la mayoría de virus, los baculovirus

tienden a ser específicos al género o especies de un determinado insecto plaga. Sin embargo, existen algunas excepciones a esta regla, como es el caso del VPN de *Autographa californica*. La mayoría del trabajo realizado por los genetistas se relaciona con la determinación de los genes que controlan el rango de hospederos del baculovirus. Los virus no se reproducen por sí solos, necesitan de un huésped porque son parásitos obligados. Los baculovirus no son la excepción. Las células del cuerpo del huésped (una vez que el virus ha ingresado) son controladas por el mensaje genético que lleva cada virión, el cual produce más partículas virales hasta que las células y el insecto mueren. La infección por baculovirus empieza cuando el insecto ingiere partículas virales. El insecto infectado muere y se “derrite” o cae en el follaje y libera más virus. Este material infeccioso adicional puede afectar a más insectos y continúa con el ciclo. Los baculovirus pueden ser tan efectivos en el control de plagas como los pesticidas químicos. Sin embargo, el costo del tratamiento con baculovirus resulta superior a un tratamiento químico. Esta diferencia en su costo se debe a las técnicas de laboratorio que se utilizan para la producción del virus. Algunos virus pueden producirse *in vitro* (dentro de cultivos celulares, sin requerir de insectos vivos). Éstos son más baratos que los que requieren producirse *in vivo* (dentro de insectos vivos). El costo de la cría de huéspedes vivos influye directamente en el producto final. Los insectos muertos por baculovirus tienen una apariencia aceitosa y brillante, en general se ven colgados de la vegetación; son en extremo frágiles al tacto, y se rompen para liberar el fluido que contiene los virus. La tendencia del huésped de permanecer colgado en el follaje y su rompimiento constituyen aspectos importantes en el ciclo de vida del virus. Debe anotarse que la mayoría de baculovirus, al contrario de otros virus, pueden verse con un microscopio de luz.

La eficacia de los baculovirus puede alterarse en muchas formas por los efectos de los insecticidas químicos sobre los insectos hospederos. Existen algunos baculovirus que ya están registrados en el mercado y otros que están en vía de desarrollo. La tabla 4.13 muestra los virus que tienen potencial como controladores de plagas específicas en diferentes sistemas de cultivo.

Reoviridae

Los virus Reoviridae poseen una cadena doble de RNA y la capacidad de multiplicarse tanto en plantas como en insectos. Dentro de este grupo se encuentran los virus de la poliedrosis citoplásmica, que tienen un potencial en el control microbiano.

Virus de la poliedrosis citoplásmica (VPC)

Se caracterizan por tener cuerpos de inclusión formados sólo en el citoplasma. Los poliedros de este grupo son menos solubles en álcalis que los poliedros de VPN, y al tratarse con Na_2CO_3 u otros álcalis pierden sus viriones y dejan el insoluble poliedro con una matriz con agujero. Las larvas infectadas por VPC en general muestran infección en las células del intestino medio. Las larvas de lepidópteros infectadas tienden a acortarse, desecarse y presentar un cambio de coloración en la región del

Tabla 4.13 Virus con potencial como controladores de plagas específicas

<i>Plaga a controlar</i>	<i>Virus</i>	<i>Cultivo o hábitat</i>	<i>Nombre del producto</i>	<i>Productor</i>
<i>Registrados o en uso</i>				
Larvas de Lepidóptero				
<i>Anticarsia gemmatalis</i>	VPN	Soya	Ninguno	Varios/locales (Brasil)
<i>Adoxophyes orana</i>	VG	Huertos frutales	Capex	Andermatt Biocontrol (Suiza)
<i>Cydia pomonella</i>	VG	Manzana, almendros	Madex	Andermatt Biocontrol
<i>Helicoverpa zea</i>	VPN	Algodón, vegetales	Gemstar	Thermo-Trilogy (USA)
<i>Lymatria dispar</i>	VPN	Bosques desiduos	Gypcheck Dispavirus	Thermo-Trilogy Canadian Forest Service
<i>Mamestra brassicae</i>	VPN	Vegetales	Mamestrin	Caliope (Francia)
<i>Orgyia pseudotsugata</i>	VPN	Douglas fir forests	TM Biocontrol-1	Thermo-Trilogy
<i>Spodoptera littoralis</i>	VPN	Algodón	Spodopterin	Caliope
<i>S. exigua</i>	VPN	Vegetales	Spod-X	Thermo-Trilogy
Larvas de Diptera				
<i>Gilpina hercyniae</i>	VPN	Bosques podados		
<i>Neodiprion sertifer</i>	VPN	Bosques de pinos	Neocheck-S Sentifervirus	
<i>N. lecontei</i>	VPN	Bosques de pinos	Lecoptivirus	Canadian Forest Service
<i>En desarrollo</i>				
Larvas de lepidóptero				
<i>Autographa californica</i>	VPN	Vegetales	Gusano	Thermo-Trilogy
<i>S. exigua</i>	VPN	Vegetales	Spod-X	Thermo-Trilogy
<i>Cydia pomonella</i>	VG	Manzano, almendros	CYD-X	Thermo-Trilogy
<i>Plodia interpunctella</i>	VG	Diferentes nueces	Ninguno	USDA

intestino medio, el cual se observa blanquecino. La poliedrosis citoplásmica se encuentra comúnmente en lepidópteros (dieciocho familias). Sin embargo, estos virus no son tan específicos como los VPN.

Poxviridae

Los virus Poxviridae se caracterizan por tener formas dobles de ADN y con alto potencial para el control de varios grupos de insectos, como es el caso de Entomopoxvirus.

Entomopoxvirus

Virus ocluidos recientemente descubiertos en coleópteros, lepidópteros, dípteros y ortópteros. Los viriones de este grupo tienen una estructura más compleja que en los grupos previos. La cubierta proteica consiste en subunidades arregladas irregu-

larmente en forma de mora. Resisten tinciones o soluciones alcalinas. La replicación de los virus ocurre predominantemente en el tejido adiposo de los insectos enfermos, en donde las inclusiones virales se desarrollan en el citoplasma y el núcleo de las células infectadas.

Polydnaviridae

Virus con doble cadena de ADN y de gran importancia en el control biológico. Sus miembros son asociados mutualísticos de parasitoides de la familia Ichneumonidae (Fleming y Fleming, 1992). Estos virus sólo se replican en el calyx epithelium de los hospederos de las avispas, pero no causan una patología notable. Se inyectan en las larvas de lepidóptero, que son los hospederos de las avispas durante la oviposición de ellas, y son importantes para el éxito de parasitismo porque ayudan a eliminar la respuesta defensiva del hospedero mediante la reducción del sistema inmunológico (Tanada y Kaya, 1993).

Nematodos

Los nematodos entomopatógenos (asociados a insectos) tienen un gran potencial para el control biológico de muchas plagas de insectos de importancia económica.

Los nematodos se consideran gusanos circulares simples con simetría bilateral, son translúcidos y en general alargados, con extremos redondeados o terminados en punta. Su cuerpo lo cubre una cutícula lisa con estrías o anulaciones externas. Pueden ser de vida libre, parásitos o depredadores. Muchas de las especies parásitas ocasionan importantes enfermedades en plantas, animales y humanos. Otras especies son benéficas ya que atacan a insectos plaga, la mayoría esterilizan o debilitan a su huésped; muy pocos causan la muerte del insecto. Estas especies suelen ser difíciles de producir debido a su alto costo o ciclo de vida complejo y poseen un rango específico de hospederos, otras poseen una modesta virulencia.

Los nematodos entomopatógenos se encuentran agrupados en los nemata. Existen dos clases, Adenophorea y Secernentea. En la primera clase se encuentra el orden Mermitida, parásitos de insectos. Por otro lado, los Secernentea muestran mayor diversidad, incluyendo los órdenes Rhabditida, Diplogasterida, Ascaridida y Tylenchida (Maggenti, 1981; Poinar 1979).

La clasificación de los nematodos entomopatógenos respecto a familia ha cambiado en los últimos años. Revisiones exhaustivas de los nematodos asociados a artrópodos pueden encontrarse en Poinar (1986), Kaya (1993) y Tanada y Kaya (1993). De las treinta o más familias de nematodos asociados con insectos, sólo nueve presentan miembros con potencial como agentes de control biológico: Tetradonematidae, Mermithidae, Steinernematidae, Heterorhabditidae, Phaenopsitylenchidae, Iotonchiidae, Allantonematidae, Parasitylenchidae y Sphaerulariidae. La mayor atención se centra en dos familias: Steinernematidae y Heterorhabditidae. Estas familias se asocian simbióticamente con una bacteria patogénica que ayuda a los nematodos a matar rápido a un amplio rango de hospederos.

La mayoría de los nematodos tienen ciclos de vida simples y pasan por tres estados de desarrollo: huevo, juvenil (estado inmaduro) y adulto. En un ciclo de vida simple, la hembra pone sus huevos en el medio ambiente y el juvenil generalmente sufre una muda emergiendo del huevo como segundo estado juvenil. La mayoría de los nematodos mudan cuatro veces antes de convertirse en adultos. Estas mudas ocurren en el huevo, en el ambiente o en el insecto hospedero. Algunas especies presentan un estado de resistencia llamado *dauer juvenile* o *dauer*. Esta *dauer* es el tercer estado del nematodo que generalmente retiene la muda del segundo instar, y se encuentra comúnmente en los Rhadditida. La mayoría de los nematodos presentan sexos separados (amfigonos), lo que indica su reproducción sexual, aun cuando algunos nematodos tienen ciclos que incluyen generaciones sexuales y partenogenéticas.

La asociación entre nematodos e insectos varía desde forética, facultativa y obligada, así como aquellos que utilizan al insecto como hospedero intermediario (Poinar, 1979).

En primer lugar, las relaciones foréticas representan una forma de comensalismo en la que un organismo se asocia a otro para obtener transporte. Los nematodos, en este caso, son llevados en varias partes del cuerpo del insecto. Estos nematodos por lo general no tienen un efecto patológico sobre su hospedero y se benefician al ser transportados a un nuevo ambiente.

En segundo lugar, algunos nematodos pueden infectar y desarrollarse en un insecto sano y también completar su ciclo de vida como organismo de vida libre. Estos nematodos son parásitos facultativos de insectos, por ejemplo, algunos Rhadditida diplogasteridos y afelenchoididos son parásitos facultativos.

En tercer y último lugar, los parásitos obligados requieren un insecto hospedero para completar su ciclo. Los nematodos obligados, como los mermitidos, tetradonematidos, allantonematidos, sphaerularidos y entafelenchidos ocurren en el hemocele. La mayoría de estos nematodos castran, debilitan o matan a su hospedero. Los nematodos de las familias Steinernematidae y Heterorhabditidae, pese a ser cultivados sobre medios artificiales, se clasifican como parásitos obligados de insectos (Friedman, 1990).

Los nematodos parásitos de insectos penetran a su hospedero a través de la cutícula o por aberturas naturales (espiráculos, boca y ano); es en éste caso una infección activa. Las alteraciones patológicas que causa la infección de los nematodos se manifiestan como una alteración externa, interna o de comportamiento. El efecto patológico externo se expresa por cambios morfológicos, mientras que el efecto interno involucra tanto cambios morfológicos como fisiológicos. Los insectos infectados con nematodos tienen un comportamiento aberrante. En algunos casos, como en los mermitidos o steinernemátidos, el hospedero se muere a consecuencia de la infección.

La presencia de mermitidos, allantonematidos o sphaerularidos provoca esterilidad o reducción en la fecundidad en el hospedero. Gordon *et al.* (1971) demostraron que langostas infectadas con *Agamermis decaudata* o *Mermis nigrescens* son castradas debido a que los nematodos utilizan para su desarrollo los aminoácidos resultantes del catabolismo de las proteínas del tejido adiposo y de la hemolinfa y así evitan

la formación de proteínas vitelogénicas. En consecuencia, *M. nigrescens* esteriliza la langosta y previene la formación de huevos.

Cuando *M. nigrescens* infecta a la langosta *Schistocera gregaria* (Orthoptera: Acrididae) se inhibe el proceso de muda. El tercer y cuarto instar de la langosta que contiene veinte o más mermitidos no puede mudar al siguiente instar. La inhibición de la muda probablemente se debe a que *M. nigrescens* reduce la síntesis de proteínas (Graig y Webster, 1974).

Los allantonematidos, *Deladenus siricidicola* y *D. wilsoni*, infectan y esterilizan al sirícido de la madera *Sirex noctilo* (Hymenoptera: Siricidae) (Bedding, 1984a) y esterilizan las avispas hembras cuando los nematodos invaden los huevos en desarrollo. Otro allantonematido, *Heterotylenchus autumnalis*, esteriliza a las hembras de la mosca del ganado *Musca autumnalis* (Diptera: Muscidae) al invadir el ovario. Las hembras infectadas tienen la necesidad de “nemapositar”, para lo cual buscan el excremento en lugar de molestar al ganado.

Biología y ciclos de vida de algunos nematodos

Mermithidae

Los mermitidos tienen una corta fase parasítica en comparación con el estado libre. Ellos no maduran en el hemocele del hospedero sino que emergen de él como pos-parásitos juveniles, éstos caen al suelo, donde maduran, alcanzan el estado adulto, fecundan y producen progenie.

En la mayoría de los casos, las formas juveniles infectivas buscan a su hospedero y lo penetran a través de la cutícula, como en el caso de *Hexameris truncatus*, *H. albicans*, nematodos asociados a lepidópteros. En algunos casos pueden ocurrir otras formas de infección. Por ejemplo, los huevos de *Mermis nigrescens* se ingieren e incuban en el intestino de la langosta. La forma infectiva después de que el huevo eclosiona penetra el hemocele, donde se desarrolla.

1. *Romanomermis culicivorax*. Este nematodo parásito de mosquitos se considera como un agente efectivo en el control de mosquitos. Las formas juveniles en segundo instar constituyen la forma infectiva o estado preparasítico, éste penetra la larva del mosquito a través de la cutícula y alcanza el hemocele. El nematodo crece y emerge del hospedero siete días después de la infección (Gordon *et al.*, 1971). Esta forma posparasítica muda a adulto. Ocurrida la cópula, las hembras ponen sus huevos entre las tres y cuatro semanas después de que emerge su hospedero (Petersen, 1975). *R. culicivorax* puede establecerse y reciclarse después de aplicarse en el campo. Sin embargo, en cualquier intento de introducción de este nematodo es necesario considerar la densidad del hospedero, el volumen de agua y el tamaño del hospedero, ya que el segundo instar es invadido más fácilmente, y la salinidad influye en el grado de parasitismo por *R. culicivorax* y la especie de mosquito hospedero. Esta especie de nematodo parece tener un gran potencial como agente de control de mosquitos Culicine y Anopheline (se han alcanzado niveles de parasitismo de larvas de hasta 85%).

2. *Mermis nigrescens*. Este nematodo parásito de langostas se ingiere como huevo embrionado. Las hembras grávidas de *M. nigrescens* migran de la superficie del suelo y suben a la parte alta de la vegetación donde ponen sus huevos que contienen el segundo estado juvenil. La oviposición ocurre en las primeras horas de la mañana, cuando existe abundante humedad. Las langostas se infectan al consumir los huevos presentes en el follaje. Los huevos eclosionan en el intestino y la forma infectiva penetra al hemocele. El desarrollo continúa de una a tres semanas para los machos y de dos a tres semanas para las hembras. La forma posparasítica abandona al huésped perforando la cutícula, proceso letal para las langostas; emerge durante el verano y principios del otoño. Después de emerger el posparásito entra al suelo e inverna (20 a 40 cm de profundidad) según el grado de humedad. En la siguiente primavera, los mermitidos mudan a adultos y si se encuentran los sexos ocurre la fecundación. Sin embargo, esto no es un prerrequisito ya que la hembra produce huevos viables sin que ocurra la fecundación (Nickle, 1974). Después de las lluvias, las celdillas donde se encuentran los nematodos se llenan de agua. Esto propicia su emergencia del suelo y su tendencia a subir sobre la vegetación y poner sus huevos.

Aunque los nematodos mencionados, así como otros géneros asociados a insectos, constituyen un medio exitoso de control biológico e inducen la esterilidad de sus hospederos, éstos no han sido explotados. Se ha puesto mayor énfasis en los nematodos que matan a su hospedero en un corto periodo de tiempo. Los nematodos de las familias Steinernematidae y Heterorhabditidae y algunos Mermithidae poseen este atributo. Las primeras dos familias se asocian mutualísticamente a una bacteria *Xenorhabdus* que mata el hospedero rápidamente causando una septicemia. En el caso de los mermitidos que matan a su hospedero en el momento que salen, se ha puesto mayor énfasis en los mermitidos asociados a insectos acuáticos que a los agrícolas. De tal manera, los steinernemátidos y heterorhabditidos constituyen los nematodos más promisorios para el control de insectos.

Steinernematidae y Heterorhabditidae

Estas familias parásitas de insectos se caracterizan por su alta virulencia y amplio rango de hospederos, que incluyen la mayoría de los órdenes y familias de insectos; y porque pueden propagarse masivamente. Estos nematodos además matan a su hospedero de veinticuatro a cuarenta y ocho horas después de ocurrida la infección, por esto son atractivos desde el punto de vista biológico y comercial (Poinar, 1990).

Actualmente existen nueve especies de *Steinernema* y tres de *Heterorhabditis* colectadas en diferentes áreas geográficas (Poinar, 1990). El ciclo biológico de ambos géneros es muy similar, se inicia con el tercer estado juvenil, que se caracteriza por retener la cutícula del segundo estado juvenil, lo cual le permite adaptarse y permanecer en el medio ambiente durante largo tiempo. Estas formas juveniles tienen la tendencia a buscar su hospedero y una vez que se contactan con éste penetran por medio de las aberturas naturales (boca, espiráculos, ano) o a través de la cutícula.

Una vez que el nematodo entra en el hemocele del insecto, éste libera la bacteria, la cual empieza a multiplicarse y causa septicemia que mata al hospedero. La bacteria la consumen y digieren los nematodos (véase figura 4.72).

Los nematodos maduran y fecundan, si la población de *Xenorhabdus* está bien establecida se desarrolla la primera generación de juveniles. Esta primera generación madura y culmina en la segunda generación de adultos. La progenie de esta segunda generación de adultos se convierte en *dauer* juveniles. Si existe suficiente humedad, los *dauer* juveniles dejan el hospedero y van en busca de otro hospedero.

Una de las principales diferencias en el desarrollo entre *Steinernema* y *Heterorhabditis* la constituye que en *Steinernema* existe diferenciación de hembras y machos, pero nunca formas hermafroditas; mientras que en *Heterorhabditis* la primera generación de adultos es hermafrodita y la segunda posee hembras y machos.

La bacteria asociada con heterorhabditidos (*X. luminescens*) tiene similitud a *X. nematophilus*, simbionte de *Steinernema*, pero los insectos infectados toman color rojo ladrillo en lugar del café ocre, característico de insectos infectados con *X. nematophilus* y luminan en la oscuridad (Poinar *et al.*, 1980).

Los nematodos entomopatógenos forman un complejo nematodo-bacteria (véase tabla 4.14). Los nematodos actúan como una “inyección biológica” para su compañera bacterial, la relación entre estos dos organismos es un clásico mutualismo. El nematodo puede crecer y reproducirse dentro de su huésped según las condicio-

nes establecidas por la bacteria. La bacteria también contribuye con proteínas anti-inmunes que ayudan al nematodo a burlar las defensas del organismo del hospedero, y con antimicrobianos que impiden la colonización del cadáver por parte de otros microorganismos competidores. Adicionalmente, la bacteria carece de poderes invasivos y depende por completo del nematodo para ingresar dentro de su huésped.

La dispersión de *Steinernema* y *Heterorhabditis* depende de la textura del suelo y de la presencia de su hospedero. En suelos arcillosos el movimiento de los nematodos es limitado (Molyneux y Bedding, 1984).

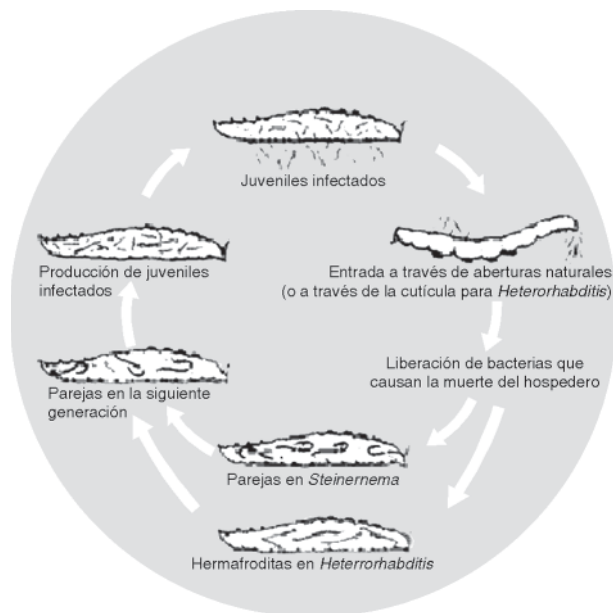


Figura 4.72 Ciclo de vida de los nematodos entomopatógenos
Diagrama: A. Hara

Tabla 4.14 Especies de *Steinernema* y *Heterorhabditis* y su bacteria mutualista

<i>Nematodo</i>	<i>Especie de bacteria asociada</i>
<i>Steinernema carpocapsae</i>	<i>Xenorhabdus nematophilus</i>
<i>S. feltiae (bibionis)</i>	<i>X. bovienii</i>
<i>S. araussei</i>	<i>X. bovienii</i>
<i>S. affinis</i>	<i>X. bovienii</i>
<i>S. intermedia</i>	<i>X. bovienii</i>
<i>S. glaseri</i>	<i>X. poinari</i>
<i>Especie no identificada</i>	<i>X. beddingii</i>
<i>S. rara</i>	<i>Xenorhabdus sp.</i>
<i>S. anumali</i>	<i>Xenorhabdus sp.</i>
<i>Heterorhabditis</i> spp	<i>X. luminescens</i>

La humedad y temperatura del sustrato tienen un efecto importante. Condiciones de baja humedad y baja temperatura inhiben el movimiento de los nematodos. El exceso de agua también reduce el movimiento del nematodo por la asfixia (Kaya, 1990).

Estos nematodos favorecen su dispersión ya que responden positivamente a seriales físicos y químicos que producen los insectos (CO₂, gradientes químicos, etc.) (Pye y Burman, 1981).

Los hospederos que infectan estos nematodos viven por 48 horas, y sirven como medio para que los nematodos se dispersen en el suelo. Las larvas infectadas se mueven lateralmente o hacia abajo en el suelo, y los adultos infectivos pueden volar varios metros antes de morir y establecer un nuevo foco de infección (Molyneux *et al.*, 1983; Timper *et al.*; 1988).

Para sobrevivir o persistir en el suelo, su reservorio natural, estos nematodos entomopatógenos han desarrollado tres estrategias de comportamiento: agrupación, inactividad y antihidrobiosis (Ishibashi y Kondo, 1990; Womersley, 1990), estrategias que tienen un valor protector. Además, para persistir necesitan reproducirse o reciclarse dentro de un hospedero.

Estas familias se usan comercialmente como agentes de control porque poseen los siguientes atributos:

- Un amplio rango de hospederos.
- La habilidad de matar a su hospedero en 48 horas.
- La capacidad de crecer en un medio artificial.
- Un estado infectivo durable que puede guardarse por tiempo variado.
- Una ausencia de desarrollo de resistencia por el hospedero.
- Aparentemente seguro al ambiente.

Los nematodos entomopatógenos se formulan y aplican en estados juveniles infectivos, la única etapa de vida libre y tolerante al ambiente. Las dimensiones de estos juveniles van desde 0,4 a 1,1 mm de longitud, por eso se observan con lupa o microscopio. Cuando son molestados se mueven rápidamente y cuando se encuentran en medios líquidos toman una forma de jota (*S. carpocapsae* y *S. scapterisci*). Las

bajas temperaturas y niveles de oxígeno pueden inhibir su movimiento, incluso si son especies muy activas como *S. glaseri* y *H. bacteriophaga*. Los nematodos de buena calidad tienden a poseer altos niveles de lípidos que proveen una apariencia densa, mientras que los nematodos transparentes son activos pero poseen menos virulencia (véase figura 4.73).

Los nematodos entomopatógenos de los géneros *Steinernema* y *Heterorhabditis* habitan exclusivamente en el suelo. Se han aislado de una gran diversidad de hábitats como: cultivos, bosques, pastizales, desiertos y playas.



Figura 4.73 Forma sigmoidea que toman los nematodos entomopatógenos

Debido a que las bacterias simbióticas matan a los insectos tan rápidamente, no existe una íntima relación entre el huésped y el parásito. En consecuencia, los nematodos entomopatógenos son letales para un amplio rango de hospederos. En la tabla 4.15 pueden observarse los huéspedes de los nematodos entomopatógenos en diferentes cultivos.

Los nematodos entomopatógenos son marcadamente versátiles y resultan muy útiles para controlar muchas especies de insectos plaga del suelo, sin embargo, su uso es todavía restringido. Como otros agentes de control biológico, los nematodos son susceptibles a muchos factores adversos de los seres vivos que requieren de condiciones específicas para ser efectivos. La deshidratación y los rayos UV eliminan rápidamente a los nematodos.

Características de algunas especies de nematodos entomopatógenos

Steinernema carpocapsae. El nematodo más estudiado, disponible y versátil de todos los entomopatógenos. Entre los atributos más importantes se incluyen: fácil de producir de forma masiva y habilidad de formularse en un estado parcialmente disecado, lo cual extiende su periodo de duración a varios meses. Tiene particular efectividad contra las larvas de lepidópteros. Esta especie sorprende o embosca a su huésped, se para sobre su cola y ataca al hospedero que pasa; por lo que *S. carpocapsae* es más efectivo contra los insectos de gran movilidad. Poseen una alta sensibilidad al dióxido carbono, y una vez que localiza el huésped, ingresa por sus espiráculos. Es más efectivo a temperaturas entre 22 y 28°C.

Steinernema feltiae. Ataca especialmente a dípteros en estado inmaduro. Este nematodo resulta aun infectivo a temperaturas del suelo menores a 10°C. *S. feltiae* ofrece menos estabilidad que otros steinernemátidos.

Steinernema glaseri. Nematodo entomopatógeno de mayor tamaño, posee el doble en longitud y ocho veces más volumen que los juveniles infectivos de *S. carpocapsae*. Ataca principalmente larvas de coleópteros, en particular Scarábeidae. Este entomopatógeno se encuentra mejor adaptado para parasitar huéspedes de movimiento lento y que residen dentro del suelo. Debido a su mayor tamaño, en

Tabla 4.15 Principales hospederos de nematodos entomopatógenos

Cultivo	Hospedero	Nematodo entomopatógeno
Alcachofa	<i>Platyptilia carduidactyla</i>	<i>S. carpocapsae</i>
Bayas	Gorgojos de las raíces	<i>H. bacteriophora</i>
Cítricos	Gorgojos de las raíces	<i>S. riobravus</i>
Arándanos	Gorgojos de las raíces <i>Chrysoteuchia topiaria</i>	<i>H. bacteriophora</i> , <i>S. carpocapsae</i> <i>S. carpocapsae</i>
Champiñones	Dípteros de la familia Sciaridae	<i>S. feltiae</i>
Ornamentales	Gorgojos de las raíces Taladradores Dípteros de las familias Fungivoridae y Sciaridae	<i>H. bacteriophora</i> , <i>H. megidis</i> <i>S. carpocapsae</i> , <i>H. bacteriophora</i> <i>S. feltiae</i>
Pastos	Escarabajos Grillos Gorgojos Gusanos cortadores y otros gusanos	<i>H. bacteriophora</i> <i>S. riobravus</i> , <i>S. scapterisci</i> <i>H. bacteriophora</i> , <i>S. carpocapsae</i> <i>S. carpocapsae</i>

relación a las otras especies, su producción es significativamente más costosa. *S. glaseri* tiene la tendencia de “perder” a su simbionte bacterial y no tolera la deshidratación, por eso no resulta apto para formulaciones disecadas.

Steinernema kushidai. Únicamente se ha aislado en Japón y se conoce que parasita sólo larvas de Scarabaeidae. Actualmente se realizan ensayos de campo y laboratorio para determinar la eficacia de este nematodo como agente de control biológico, al parecer, con resultados prometedores.

Steinernema riobravus. Este nematodo sólo se ha aislado en el valle de Río Grande en Texas. Su rango de hospederos es muy amplio, ataca a varios órdenes de insectos plaga. Algunos ensayos demuestran marcada eficacia contra varias especies grillos y el gusano del maíz *Heliothis zea* (Lepidoptera: Noctuidae). En Florida se tratan 27.000 ha de cítricos anualmente para el control del gorgojo de la raíz de éstos, *Diaprepes abbreviatus* (Coleoptera: Curculionidae), con excelentes resultados. Este nematodo responde mejor cuando las temperaturas del suelo alcanzan 35°C.

Steinernema scapterisci. El único nematodo entomopatógeno usado en un programa de control biológico clásico. *S. scapterisci* se aisló por primera vez en Uruguay y se liberó en Florida en 1985 para controlar la plaga exótica, *Scapteriscus acletus* (Orthoptera: Gryllotalpidae). Este nematodo es específico para los adultos de la plaga. Se encuentra disponible en el comercio desde 1993.

Heterorhabditis bacteriophora. Se encuentra entre los nematodos entomopatógenos más importantes. Posee una considerable versatilidad, ataca principalmente larvas de coleópteros y lepidópteros. Es un nematodo de temperatura templada, su eficacia disminuye cuando la temperatura del suelo se ubica por debajo de 20°C. Lamentablemente, es un nematodo poco estable, es decir, los juveniles infectivos persisten sólo unos pocos días luego de su aplicación.

Heterorhabditis megidis. Se aisló por primera vez en Ohio, Estados Unidos. Este nematodo se comercializa en Europa para el control del gorgojo *Otiorhynchus sulcatus* (Coleoptera: curculionidae) y otros insectos del suelo. Es de mayor tamaño que *H. bacteriophora* y se caracteriza por su inestabilidad dentro de este grupo de nematodos entomopatógenos.

Rhabditidae

Phasmarhabditis hermaphrodita (Rhabditida: Rhabditidae). Nematodo parásito de los caracoles y babosas, se comercializó recientemente en Inglaterra como un molusquicida biológico. Los métodos de producción y formulación para este nematodo son similares a los que se usan para los nematodos entomopatógenos. Estos nematodos se venden en estado juvenil infectivo (larva *dauer*), miden aproximadamente 1 mm de longitud, por eso se observan a simple vista. Se encuentran en lugares donde abundan los caracoles y las babosas. Se han aislado de pastizales y cultivos de trigo. Los juveniles (larvas *dauer*) de *P. hermaphrodita* se movilizan por el suelo en busca de su huésped, una vez lo localizan, lo infectan ingresando por los orificios naturales. Dentro del cuerpo del huésped, la larva *dauer* se desarrolla, se convierte en hermafrodita y se reproduce dando origen a una nueva generación. Durante este tiempo, el huésped desarrolla una hinchazón característica en la región del manto. El hospedero muere usualmente en un periodo de siete a veintidós días, pero reduce de forma significativa su actividad alimenticia desde el inicio de la infección. En ensayos de laboratorio, una dosis de nematodos equivalente a la mitad de la recomendada en el campo inhibió la alimentación de las babosas en 90% en cuatro días de exposición. Una vez que el huésped muere, los nematodos se dispersan en el cadáver y se alimentan de él. Cuando la fuente de alimento se acaba, los nematodos forman de nuevo larvas *dauer*, las cuales empiezan a buscar nuevos hospederos. *P. hermaphrodita* se alimenta de bacterias. Al contrario de otros nematodos entomopatógenos, no poseen relaciones simbióticas específicas con bacterias. *P. hermaphrodita* infecta y mata a varias especies de babosas y caracoles. Entre las especies de babosas se encuentran: *Deroceras reticulatum*, *Deroceras caruanae*, *Arion ater*, *Arion intermedius*, *Arion distinctus*, *Arion silvaticus*, *Tandonia budapestensis*, *Tandonia sowerbyi*. Entre las especies de caracoles están: *Monacha cantiana*, *Lymnaea stagnalis*, *Helix aspersa*, *Theba pisana*, *Cernuella virgata*, *Cochlicella acuta*.

P. hermaphrodita se ha usado en varios ensayos de campo en cultivos de lechuga, fresas, papa y trigo en Inglaterra, Francia, Holanda y Suiza. Aplicado en dosis de tres billones por hectárea, actúa de una forma equivalente a los pellets de metiocarb, un estándar químico. Debido a la rápida inhibición de la alimentación que *P. hermaphrodita* ocasiona en su huésped, puede aplicarse al mismo tiempo que los molusquicidas químicos.

Las estrategias de conservación para los nematodos entomopatógenos se han desarrollado poco. Se recomienda no realizar riegos luego de la aplicación, ya que esto lavaría a los juveniles en el suelo, llevándolos hacia partes más profundas. Las poblaciones nativas son significativamente prevalentes.

Los juveniles infectivos son compatibles con casi todos los agroquímicos bajo condiciones de campo. *Heterorhabditis bacteriophora* es el nematodo más sensible al estrés físico, aunque fue tolerante a inmersiones de tres días en 58 de 65 fungicidas, herbicidas, insecticidas y nematicidas.

Estos nematodos pueden usarse en mezclas con la mayoría de fertilizantes y agroquímicos, siempre y cuando la exposición sea breve. Debe evitarse el uso de los insecticidas bendiocarb, clorpirifos, etoprop e isazofos; los fungicidas anilazina, fenarimol, clorados; los herbicidas 2,4-D y triclopir; y el nematicida fenamifos.

De las treinta especies de nematodos steinernemátidos y heterorhabditicos identificadas hasta hoy, se encuentran disponibles comercialmente siete especies. Se recomienda aplicar un billón de nematodos por acre (250.000 por m²) para controlar la mayoría de insectos plaga del suelo.

Producción masiva de nematodos

La utilización de cualquier agente de control biológico depende de su disponibilidad en suficientes cantidades a un costo aceptable. Los steinernemátidos y heterorhabditidos han sido producidos *in vivo* e *in vitro*.

Los nematodos entomopatógenos pueden propagarse *in vivo*, proceso en el que se utiliza al insecto como un pequeño reactor biológico. El principal insecto utilizado para este propósito ha sido la palomilla de la cera *Galleria mellonella* (Lepidoptera: Pyralidae). Larvas totalmente desarrolladas producen alrededor de 200.000 formas juveniles. El costo de producción es alto y el método presenta inconsistencia por la contaminación que puede ocurrir con otros microorganismos.

El cultivo *in vitro* de estos nematodos se ha desarrollado a través del tiempo. Dutky (1964) recomendó el medio basado en peptona-glucosa-agar e hígado de puerco. Más tarde Hause *et al.* (1965) recomendaron el uso de una fase sólida preparada a base de croquetas para perro, que completaron con una fase líquida (Hassen *et al.*, 1968), favorable para incrementar la producción de nematodos.

Bedding (1984) desarrolló un método en el que se lograba escalar la producción de 1.000.000 a 40.000.000 nematodos por frasco, mediante la utilización de hule espuma en pequeños fragmentos embebidos en vísceras de pollo previamente molidas. Este método en general se adopta al inicio de un programa de producción comercial.

Buecher y Popiel (1989) describieron un medio líquido monoxénico, con el cual se ha obtenido el desarrollo total de *S. carpocapsae*. La mayor experiencia en el cultivo en fase sólida de cultivos monoxénicos se indica por la abundancia de literatura que se generó a finales del siglo xx además de la publicación de dos patentes internacionales que intentan el cultivo monoxénico en fermentadores (Friedman, 1990).

El desarrollo de estos procesos de escalamiento para la producción de nematodos ha sido notorio. *Steinernema carpocapsae* se ha producido consistentemente y en forma efectiva en fermentadores de 15.000 a 80.000 con una capacidad de producción tan alta como 100.000 infectivos/ml en un medio que contiene harina de soya, extracto de levadura, aceite de maíz y yemas de huevo (Friedman, 1990;

Georgia, 1990). El costo de los productos se ha reducido comparado con el de años anteriores, por el progreso en fermentaciones líquidas. El género *Heterorhabditis* no se ha logrado producir en forma eficiente en fermentadores. Estos nematodos se producen más eficientemente en medios de cultivo sólidos (Hominick y Reid, 1990). Kaya (1993) provee información sobre cómo criar y usar estos nematodos como agentes de control biológico.

El desarrollo de formulaciones estables y la adopción de un programa de control de calidad por la industria han asegurado la aplicación de productos estandarizados y viables. Uno de los elementos más importantes en la comercialización de nematodos es su compatibilidad con el equipo que existe para la aplicación de agroquímicos (Georgis, 1990), o sea que pueden aplicarse con el equipo común de aspersión tanto terrestre como aérea. Otros métodos que se utilizan para la aplicación de nematodos contra los insectos plaga son de infección (larvas de Scarabaeidae, Curculionidae y *Diabrotica* spp. (Coleoptera Chrysomelidae); cebos (*Agrotis ipsilon* (Lepidoptera: Noctuidae), *Scapteriscus vicinus* (Orthoptera: Gryllotalpidae) (Georgis, 1990) y cápsulas de alginato (Kaya, 1993). Este tipo de estrategias de aplicación requiere menor cantidad de nematodos para lograr un control efectivo ya que éstos proveen mejor protección contra las condiciones extremas del medio ambiente.

Pruebas de campo con nematodos entomopatógenos

La utilización de nematodos entomopatógenos se inició contra plagas del suelo en 1930, cuando se probó *S. glaseri* para el control biológico del escarabajo japonés *Popillia japonica*. En contraste *S. carpocapsae*, aislado en 1950, se utilizó principalmente como control biológico de insectos foliares (Kaya, 1993). Se obtuvo excelente control contra insectos presentes en ambientes húmedos y protegidos, pero ocurrieron muchas fallas contra insectos desfoliadores. Durante la década de los ochenta las aplicaciones foliares probaron ser ineficientes debido a la rápida desecación e inactivación por la luz solar; lo cual propició un cambio en la utilización de estos nematodos para el control de insectos del suelo, su hábitat natural. Welch y Briand (1961) reportaron que la aplicación de nematodos contra *Pieris rapae* (Lepidoptera: Pieridae) resultó en 73 a 77% de mortalidad comparada con 84% de mortalidad que causa el tratamiento químico. Pese a estos resultados, la observación de plantas tratadas demostró que no se logró protección del follaje. Esto se debe a que los nematodos sobreviven en este medio por algunas horas. Otros intentos de control de insectos desfoliadores enfatizan la importancia de la humedad para obtener un control efectivo de esas plagas.

La rápida desecación de los nematodos aplicados en el follaje resulta ser una limitante muy importante, y el desarrollo de antidesecantes y protectores de luz ultravioleta se vuelve indispensable para incrementar la actividad de los nematodos y la mortalidad de insectos.

El suelo ofrece un excelente sitio para que ocurra la interacción entre nematodos e insectos; más de 90% de los insectos pasan parte de su vida en el suelo, es éste el reservorio natural de los nematodos steinernemátidos y heterorhabditidos.

Las pruebas de campo contra larvas de Scarabaeidae se han concentrado en el uso de *S. carpocapsae* y *Heterorhabditis* sp. Diferentes razas de estos dos nematodos se han probado y demuestran que las especies de *Heterorhabditis* son superiores contra plagas del suelo debido a su actividad, éstos se mueven verticalmente y alcanzan cierta profundidad del suelo y además pueden penetrar las membranas intersegmentales del insecto. Sin embargo, algunas pruebas de campo realizadas en Estados Unidos con *H. bacteriophora* han sido poco exitosas. Estos resultados negativos reflejan diferencias entre razas e influencia de factores ambientales adversos.

Las bajas temperaturas en el suelo son un factor que restringe la actividad de los nematodos. Un control de 88% se obtiene cuando la temperatura fluctúa entre 21-20°C (Klein, 1990). La humedad del suelo también constituye un factor crítico para la sobrevivencia y el movimiento de los nematodos; Jackson *et al.* (1983) demostraron que los nematodos aplicados durante la lluvia o después de irrigar se establecieron en comparación con los aplicados en condiciones secas.

La aplicación de nematodos por infección ha solucionado el problema de establecimiento de los nematodos en pastos. Sin embargo, los nematodos deben infectarse debajo de la capa de materia orgánica y en la zona de actividad de los escarabajos (Klein, 1990).

Muchos curculiónidos, plaga de pastizales y cultivos agrícolas, constituyen hospederos ideales para los nematodos entomopatógenos. Por ejemplo, *Otiorhynchus sulcatus* (Coleoptera: Curculionidae) es una plaga importante en plantas de semillero e invernadero y se ha controlado en forma exitosa con *H. bacteriophora*, pues se ha obtenido 100% de control en frambuesa y 87% de control en ciclamen y fresas (Beddgin, 1984).

La introducción de *S. carpocapsae*, *S. glaseri* y *H. bacteriophora* proporciona un control significativo de *Diaprepes abbreviatus* (Coleoptera: Curculionidae) en cítricos. En parcelas tratadas con *S. carpocapsae* se observó 100% de mortalidad. Gracias a los resultados tan promisorios de estos nematodos en Florida, se ha estimulado la investigación para lograr nuevas especies o razas más dañinas (Klein, 1990).

Los nematodos entomopatógenos muestran un alto potencial para el control en campo de diferentes curculiónidos; por eso se consideran como una alternativa de control. El mejor conocimiento de las complejas interrelaciones que ocurren en el suelo permitirá maximizar el uso de los nematodos entomopatógenos en el control biológico.

El uso más prometedor de steinernemátidos y heterorhabditidos ha sido contra insectos en hábitats protegidos, como las galerías de insectos barrenadores donde los nematodos no reciben los factores desfavorables del medio ambiente.

La aplicación de nematodos contra barrenadores susceptibles —por ejemplo, *Prionoxystus robiniae* (Lepidoptera: Cossidae) en higo; *Synanthedon tipuliformis* (Lepidoptera: Sesiidae) en grosella— provocan reducción en el número de larvas, sin embargo, no previenen el daño. El éxito obtenido en el control de algunos barrenadores se debe principalmente a las condiciones favorables de las galerías, a la habilidad de los nematodos para buscar a su hospedero y a la alta susceptibilidad del insecto plaga.

La utilización de los nematodos constituye una estrategia que debe utilizarse con base en un programa de manejo ecológico de plagas. El ciclo de vida del insecto plaga debe conocerse para determinar el estado más vulnerable en relación con su medio ambiente y definir la estrategia de manejo para la infección del nematodo.

Protozoos

Los protozoarios son organismos unicelulares, es decir, constan de una sola célula. Aunque resulta fácil agruparlos con base en esta característica, en realidad representan líneas diversas de evolución. Se encuentran distribuidos en varios ambientes, incluyendo muchas especies de vida libre, así como otras que son parásitos de animales, como sucede con los causantes del paludismo en los seres humanos. Existen aproximadamente 1.200 especies (de 15.000 descritas) que causan enfermedades en los insectos. Los que muestran baja virulencia generalmente viven en el intestino del insecto y causan, por ejemplo, tan solo diarrea en las moscas, mientras que los de alta virulencia con frecuencia atacan el cuerpo graso del insecto.

La clasificación de protozoos ha cambiado dramáticamente en los últimos años. En 1980 los protozoos se consideraban un subreino con siete *phylum*. Margulis *et al.* (1990) combinaron los protozoos junto con otros grupos dentro del reino Prototista. Los protozoos entomopatógenicos se encuentran dentro de cuatro *phylum*:

- *Sarcomastigophora*. Contiene varias especies de amebas entomophilicas y flagelados agrupados en las clases: *Zoomastigina* (*flagellates*) y *Rhizopoda* (amebas).
- *Apicomplexa*. Contiene gregarines, eugregarines, neogregarines y coccidia agrupados en las clases Telosporea y Haplosporea.
- *Microspora*. Microsporidia que incluye numerosas especies que son importantes factores en la regulación de plagas.
- *Ciliophora*. Incluye algunas especies asociadas principalmente con dípteros acuáticos, agrupados en la clase Ciliatea.

Tanada y Kaya (1993) presentan una descripción detallada del ciclo de vida de ciertos grupos de protozoos entomopatógenicos.

Phylum Sarcomastigophora

Clase Zoomastigina (Flagellates). Los entomopatógenicos trypanosomatidos se encuentran principalmente en los géneros *Herpetomonas*, *Crithidia* y *Blastocrithidia*. Estos ocurren con más frecuencia en Díptera y Hemiptera, e infectan los tubos de malpigio o el intestino. Este grupo no se ha desarrollado para el control biológico. Algunos Trypanosomes que atacan insectos también causan enfermedades a vertebrados (*Leishmania* spp., *Trypanosoma* spp.).

Clase Rhizopoda (Amoebas). El ejemplo más conocido en este grupo es *Malamoeba locustae*, el cual infecta los tubos de malpigio y el epitelio del intestino medio de los grillos. Los hospederos infectados reducen su capacidad reproductiva (Henry, 1990).

Phylum Apicomplexa

Clase Telosporea, órdenes: Eugregarinida, Neogregarinida, Eucoccida. Un ejemplo de este grupo es el neogregarine *Mattesia trogodermæ*, el cual infecta el cuerpo graso de varios coleópteros plaga de granos almacenados, como *Trogoderma* ssp. (Coleoptera: Dermestidae). Los hospederos infectados son pegajosos y espumosos y sobreviven por periodos muy cortos (Brooks y Jackson, 1990).

Clase Haplosporea. Orden Haplosporida. Miembros de este grupo infectan el tracto digestivo, el cuerpo graso y los tubos de malpigi de los insectos.

Phylum Ciliophora (Ciliates)

Orden: Hymenostomatida. Algunas especies de Ciliophora, como *Lambornella clarki* son patógenos de larvas de mosquitos.

Phylum Microspora

Orden: Microsporida. Este grupo presenta un gran potencial como agente de control biológico, entre las especies más conocidas están: *Nosema*, *Pleistophora* y *Vairimorpha*. Microsporida se formula en cebos y se usa para el control de langostas (Orthoptera: Locustidae) y *Ostrinia nubilalis* plaga en maíz (Henry, 1990). El grupo de los microsporidios contiene varias especies que tienen potencial como controladores biológicos. Se piensa que las infecciones ocasionadas por estos microorganismos en insectos son comunes y responsables de mortalidades bajas a moderadas. Sin embargo, estos organismos actúan muy lentamente, pueden tomar de varios días a semanas en debilitar a su huésped. Con frecuencia, inhiben la alimentación y reproducción, mas no matan a su hospedero. Su rango de hospederos es extenso. La mayoría de los microsporidios deben ser ingeridos por un insecto para infectarlo, aunque puede existir transmisión natural por vectores como depredadores y parasitoides. El patógeno ingresa en la hemolinfa del insecto por medio de las paredes del intestino, expandiéndose hacia varios tejidos y órganos. Los insectos infectados son de menor tamaño que el promedio, se desplazan lentamente, detienen su reproducción y alimentación y tienen dificultad para mudar. Pueden morir si el nivel de infección es alto. Una ventaja de este tipo de infección consiste en que el insecto debilitado es más susceptible a los cambios de temperatura y otros factores de mortalidad.

Entre los microsporidios más conocidos se encuentran:

Nosema pyrausta (Perezia pyraustæ)

Microsporidio que infecta a varias especies de insectos, incluyendo a *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Pyralidae), es un importante agente de control biológico. Su producción comercial todavía está en fase experimental. La infección puede transmitirse por contacto directo.

Nosema locustae

Única especie de microsporidio disponible en forma comercial. Se emplea para controlar saltamontes y grillos. Debido a su modo de acción lento se recomienda que sea empleado para manejo a largo plazo. Se han registrado otras especies de *Nosema* que pueden infectar ácaros y larvas de lepidópteros.

Vairimorpha necatrix

Otro microsporidio con potencial comercial. Posee un amplio rango de hospederos entre los cuales se incluye *O. nubilalis* y otras larvas de coleópteros y lepidópteros. Es más virulento que otras especies y su hospedero puede morir en seis días.

Otros microorganismos entomopatógenos

Lagenidium giganteum (Oomycetes: Lagenidiales). Moho acuático que parasita a las larvas de los mosquitos. Este parásito pertenece a un grupo de organismos que, aunque tiene similitudes con los hongos, se relaciona más con las diatomeas y las algas café. Se los clasifica dentro del nuevo reino Stramenopila, el cual agrupa a tres phylum: Oomycota, Hyphochytridiomycota y Labyrinthulomycota. La etapa infecciosa de este parásito es la espora móvil (zoospora).

L. giganteum se reconoce mejor una vez madura, es decir, cuando forma unas células ovoides y septadas. Las larvas infectadas se tornan de color gris-blanco. En ausencia de bacterias y protozoos competidores, las larvas de su huésped se llenan completamente de las células del patógeno. Estas células se ven con facilidad en la cabeza y papila anal del huésped.

Aunque *L. giganteum* no es un parásito obligado, por lo que puede crecer vegetativamente (por ejemplo, sobre insectos muertos o materia vegetal en descomposición) en ausencia de su huésped, se desarrolla más rápido y es más fácil de aislar de las larvas del mosquito. Su hábitat natural se encuentra en charcos y en depósitos de agua dulce que contengan poblaciones de larvas de mosquito. Este parásito puede infectar y matar a la mayoría de especies de mosquito que se reproducen en fuentes de agua dulce, a temperaturas de 16 a 32°C. La infección se inicia por una zoospora biflagelada móvil que reconoce las señales químicas del exoesqueleto del mosquito. Luego del ataque, la zoospora ingresa en la larva y se ramifica a través del cuerpo de ésta. Según la temperatura y densidad de zoosporas, la larva muere en un periodo de uno a cuatro días. Entonces, cada célula del patógeno puede formar un tubo de escape y liberar de diez a cincuenta esporas asexuales, las cuales buscan un nuevo hospedero. Alternativamente, dos células pueden fusionarse y forman una zoospora dormante de pared gruesa. Esta etapa sexual de *L. giganteum* permanece viable en estado deshidratado hasta por siete años. Esta espora es la responsable del resurgimiento del parásito luego de temporadas secas. Bajo condiciones ambientales apropiadas, las zoosporas pueden germinar, originando zoosporas biflageladas similares a las producidas durante la reproducción asexual.

Se han obtenido niveles de control del mosquito exitosos mediante aplicaciones aéreas o terrestres de *L. giganteum* en rangos de 0,9 a cinco billones de unidades formadoras de colonias (UFC) por hectárea. El nivel de aplicación depende de la susceptibilidad y etapa de desarrollo del huésped, así como de las condiciones ambientales (temperatura, materia orgánica y salinidad). Por ejemplo, el control de *Aedes* spp. (Diptera: Culicidae) durante inicios de otoño, donde ocurre la eclosión de sus huevos en aguas relativamente frías, puede requerir una mayor dosis del patógeno. En contraste, para el control de *Culex tarsalis* (Diptera: Culicidae) en campos de arroz, puede utilizarse una dosis mucho menor. Las zoosporas de *L. giganteum* no poseen pared celular, por ello son muy frágiles para aplicarse directamente, por tanto, pueden emplearse preesporangios, zoosporas o una mezcla de ambos. La etapa sexual de *L. giganteum* tiene muchas ventajas en un programa de control operacional, incluyendo estabilidad de varios años y resistencia a la desecación. *L. giganteum* es un parásito facultativo, por lo que puede producirse en tanques de fermentación con el uso de medios de cultivo económicos. Se han realizado aplicaciones en campos de arroz y en refugios de aves migratorias, especialmente en California.

A excepción de la zoospora dormante, el parásito es muy susceptible a los organofosforados, carbamatos, herbicidas, fungicidas y otros químicos usados para el control del mosquito. Valores de DL_{50} que inhiben el desarrollo del micelio se ubican en rangos de 50 a 5.000 ppm. Por fortuna, las dosis de aplicación recomendadas para muchos de estos agroquímicos son inferiores a los niveles tóxicos para el parásito. Los solventes orgánicos como el tolueno y los aceites, usados como disolventes para los pesticidas, también son tóxicos para *L. giganteum*.

Aspectos para tener en cuenta sobre los entomopatógenos

En resumen, de los entomopatógenos puede decirse que se conoce mucho acerca de estos organismos como bacterias, hongos y virus en condiciones de laboratorio, pero medidas estrictas de precaución demuestran su aparición como preparaciones comerciales. Por ejemplo, con los hongos existen limitaciones puesto que estos patógenos requieren condiciones específicas de humedad para ser efectivos. Sin embargo, en Brasil el hongo *Metarhizium anisopliae* ha mostrado un gran potencial en condiciones de campo como controlador de ciertas plagas como salivazos (Homoptera: Cercopidae) en caña de azúcar y pastos. Otros hongos como *Verticillium*, *Beauveria* y *Entomophthora* parecen tener un futuro promisorio en el control de varios insectos, que incluye thrips, áfidos y avispas de la familia Tenthredinidae. *Hirsutiella thompsonii* se usa en pequeña escala para el control del ácaro de los cítricos *Phyllocoptruta oleivora* (Acari: Eriophyidae), mientras que *Verticillium lecanii* se produce comercialmente para el control de áfidos.

Los hongos tienen otros usos además del control de insectos plaga. Ciertas formas que habitan en el suelo (*soil-inhabiting forms*) capturan y digieren el contenido del cuerpo de los nematodos que están en contacto con ellos. Estos hongos pueden cultivarse en condiciones de laboratorio y posteriormente dispersarse en el campo. Otro hongo, *Dactylella oviparasitica*, puede darse en condiciones naturales y atacar los

huevos de nematodos en las raíces (*root-knot nematodes*) proporcionando un control efectivo en huertos de durazno.

Los virus como agentes de control llaman más la atención en los últimos años. Naturalmente existe cautela en su uso, pero la mayoría de los que causan enfermedad a insectos son muy específicos. Los grupos más interesantes para el control de plagas son el virus de la poliedrosis nuclear (VPN) y el virus de la granulosis (VG). Por ejemplo, la avispa *Neodiprion sertifer* (Hymenoptera: Tetracampidae) se controla bien en muchas partes de Canadá con el VPN. Aunque las preparaciones del virus pueden aplicarse, este virus también se disemina por medio de la población de la avispa. Otros VPN exhiben potencial promisorio para el control de larvas de lepidópteras plaga. Dos especies de plaga *Heliothis zea* (Lepidoptera: Noctuidae) y *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae) se han controlado con su respectivo VPN.

Los protozoos también se investigan como agentes de control biológico. El protozoo *Nosema locustae* (microsporidia) se usa con éxito en programas de control contra infestaciones de langostas en el oeste de Estados Unidos.

Una ventaja del uso de los entomopatógenos de insectos es que algunos son fáciles de cultivar masivamente para realizar aplicaciones periódicas. En general son bastante específicos y no afectan al ser humano, aunque en ocasiones existen problemas con alergias a las formulaciones que contienen el patógeno. Las principales desventajas son su dependencia de las condiciones ambientales, como la humedad para los hongos y nematodos, y que deben ingerirse (excepto los hongos y algunos nematodos) para infectar al insecto.

La utilización de patógenos en el control biológico considera los factores que promueven una epidemia, como propiedades del patógeno (tipo de transmisión, virulencia y persistencia). La mayoría de ellos se transmiten horizontalmente, es decir, por diseminación entre los individuos de la misma generación; algunos protozoarios y virus se transmiten verticalmente, mediante el traspaso del patógeno de la madre del insecto a sus huevos. Es preferible utilizar patógenos muy virulentos para liberaciones periódicas, los cuales en general no persisten por mucho tiempo en el

Tabla 4.16 Datos comparativos de los rangos de hospederos, modo de entrada y velocidad para matar de los principales grupos de entomopatógenos

	<i>Virus</i>	<i>Bacteria</i>	<i>Hongos</i>	<i>Protozooarios</i>
<i>Rango de hospederos</i>	Principalmente Lepidoptera e Hymenoptera: a veces son específicos de ciertos géneros y especies	Principalmente Díptera y Lepidoptera y Coleóptera; contiene razas específicas para cada grupo	Amplio espectro	Amplia especificidad, ámbito familiar
<i>Modo de entrada</i>	Oral	Oral	Vía cutícula	Oral
<i>Velocidad para matar</i>	3-10 días; considerablemente más largo para virus <i>Oryctes</i>	30 min.-1 día	4-7 días	Crónico más que letal

ambiente, mientras que para las liberaciones inoculativas se recomienda emplear los patógenos con virulencia más moderada, puesto que es deseable un patógeno con gran capacidad para sobrevivir en el ambiente. La persistencia en el ambiente se afecta no sólo por la virulencia sino también por el tipo de transmisión, es decir, la favorece la baja virulencia y la transmisión vertical. Además, factores como la densidad y la distribución de la población de una plaga, así como su comportamiento (por ejemplo, si es gregaria o no) afectan la ecología poblacional de los patógenos (véase tabla 4.16).

Aunque los entomopatógenos no constituyen una de las principales estrategias de control, los patógenos y nematodos han sido útiles en el pasado y podrían jugar un papel muy importante como insecticidas microbianos. Si bien no son de un espectro tan amplio como los insecticidas, datos científicos demuestran que los entomopatógenos son más compatibles con el ambiente, pueden ser más efectivos desde el punto de vista económico y por tanto más apropiados para usar. Un mayor empleo de patógenos y nematodos se facilita mediante: un mejoramiento continuo de la eficacia, producción y formulación; regulaciones específicas para su registro, y un delineamiento del rol de los entomopatógenos dentro de programas alternativos de control de plagas.

5

Estrategias de control biológico

Los agentes de control biológico se usan de diferentes maneras para el control de las plagas agrícolas. Básicamente se distinguen tres formas de aprovechamiento de los insectos entomófagos en el control biológico: por introducción (clásico), aumento y conservación.

Control biológico clásico

El número de especies de insectos que existen en cada lugar del mundo difiere. Cada especie de las millones que existen se origina sólo en una región geográfica donde ha evolucionado junto con una comunidad de especies, algunas de las cuales son sus depredadores y parasitoides.

Cuando un insecto que ataca cultivos se introduce de un país a otro, en la nueva región éste suele convertirse en plaga de los cultivos. Esto ocurre porque en el nuevo sitio no tiene sus enemigos naturales que regulen sus poblaciones. A este tipo de insecto plaga se le conoce como *plaga exótica*. Para la regulación de plagas exóticas los especialistas del control biológico desarrollaron la técnica denominada *introducción de enemigos naturales* o *control biológico clásico*, el cual consiste en la regulación de la población de una plaga mediante enemigos naturales exóticos (parásitos, depredadores o patógenos), que se importan con este fin. Habitualmente, la plaga clave la constituye una especie exótica que ha alcanzado una alta densidad poblacional en el nuevo ambiente, por condiciones más favorables que en su lugar de origen. Por tanto, la introducción de un enemigo natural específico, autorreproductivo, dependiente de la densidad, con alta capacidad de búsqueda y adaptado a la plaga exótica introducida, muchas veces resulta en un control permanente (Caltagirone, 1981).

Las plagas se importan constantemente a países donde no son nativas, bien sea por accidente o en algunos casos de forma intencional. Muchas de estas introducciones no resultan en su establecimiento o, si lo hacen, tales organismos pueden no convertirse en plagas. Sin embargo, no es raro que algunos de los organismos introducidos se conviertan en plagas por la falta de enemigos naturales que supri-

man sus poblaciones. En estos casos, la importación de enemigos naturales desde el centro de origen de la plaga a determinada región puede ser muy efectiva para el control biológico (Caltagirone, 1981).

En muchas áreas, especies exóticas o introducidas comprenden una alta proporción de la mayoría de las plagas. En Estados Unidos, por ejemplo, artrópodos inmigrantes constituyen 2% del total de la fauna de artrópodos, pero son el 35% de las 700 especies de plagas agrícolas más importantes (Knutson *et al.*, 1990). En estos casos, la introducción de nuevas especies de enemigos naturales efectivos contra la plaga resulta esencial. Los enemigos naturales que se necesitan se obtienen con frecuencia mediante la observación de la plaga y de los enemigos naturales que la atacan en su lugar de origen. Estos enemigos se colectan y envían al país donde la plaga ha invadido y después de una cuarentena apropiada y de una evaluación, se libera y establece el enemigo natural. La introducción de enemigos naturales como método de control biológico ha proporcionado un control total o parcial de más de 200 especies de plaga (DeBach, 1964) y tiene una gran ventaja sobre las otras formas de control biológico, porque es autosostenible y, por tanto, económicamente viable a largo plazo. Después de que los enemigos naturales se obtienen deben tomarse medidas de conservación, de forma que los agentes de control biológico puedan ejercer su acción efectiva y permanecer en el ecosistema.

Con frecuencia, como los agentes de control biológico se seleccionan con cuidado para que se adapten mejor a sus huéspedes, éstos se diseminan espontáneamente por medio de todo el rango de sus hospederos, para realizar un control biológico efectivo a un costo relativamente bajo. Caltagirone (1981) describe doce casos exitosos de proyectos de control biológico clásico en los cuales, por medio de la introducción de enemigos naturales, las especies plaga tratadas se redujeron a un nivel que ya no se considera plaga.

En el desarrollo de un programa de introducción de enemigos naturales se involucran varios pasos, cada uno de los cuales se basa en principios ecológicos que ayudan a guiar el proceso (véase tabla 5.1).

Por definición, todos los proyectos de control biológico clásico involucran la introducción de enemigos naturales exóticos. En la mayoría de los casos, se conduce una exploración en la presunta área de origen de la especie a tratar. Después de

Tabla 5.1 Pasos para la introducción de enemigos naturales

Entre los principales pasos se encuentran:

- Exploración del área de origen.
- Identificación de las especies plaga a controlar.
- Selección de varios lugares donde se puede encontrar los posibles enemigos naturales.
- Identificación de posibles especies de enemigos naturales.
- Colección y envío de enemigos naturales.
- Cría, cuarentena y evaluación.
- Colonización en el campo.
- Monitoreo de las poblaciones liberadas para su establecimiento.
- Evaluación del nivel de control alcanzado.

realizar la exploración, se introducen los insectos entomófagos al país donde se encuentra la plaga y ahí se someten a cuarentena. Luego, la mayoría de los enemigos naturales se crían masivamente para garantizar la liberación de un número considerable de ellos en los lugares particulares de colonización en diversos ambientes de una región, seguido, si es necesario, por repetidas colonizaciones en el tiempo (Van den Bosch y Messenger, 1973). Los registros históricos indican que sólo 34% de los intentos de colonización de varios enemigos naturales se realizaron con éxito. Estas bajas tasas de establecimiento se deben a factores como: selección inapropiada de enemigos naturales, diferencias en el clima entre el lugar de origen de los enemigos naturales y el lugar de su liberación y algunas características negativas del cultivo o del agroecosistema. Una vez que el establecimiento del enemigo natural se documenta, el efecto de la regulación de éstos en la población de la plaga debe evaluarse, lo que incluye un análisis económico del costo y de los beneficios involucrados, así como aspectos sociales y ambientales (véase tabla 5.2).

El control biológico del picudo de la alfalfa, *Hypera postica* (Coleoptera: Curculionidae), ejemplifica un programa exitoso mediante el uso de enemigos naturales importados (Bryan *et al.* 1993). El picudo de la alfalfa, nativo de Europa, originalmente se detectó en Estados Unidos (UTA) en 1904. Una segunda introducción se localizó en la costa este en 1951. Para 1970, el picudo se había

Tabla 5.2 Ejemplos exitosos de control biológico clásico

Plaga exótica	Enemigo natural introducido	Sistema de cultivo
<i>Tetranychus urticae</i> (araña de dos manchas)	<i>Phytoseiulus persimilis</i> (depredador)	Invernadero
<i>Trialeurodes vaporariorum</i> (mosca blanca de los invernaderos)	<i>Encarsia formosa</i> (parasitoide)	Invernadero
<i>Nezara viridula</i>	<i>Trissolcus basalus</i> (parasitoide)	Vegetales-cultivos de campo
<i>Aleurocanthus woglumi</i>	<i>Eretmocerus serius</i> (parasitoide)	Cítricos
<i>Terioaphis trifolii</i> (pulgón de la alfalfa)	<i>Praon exoletum</i> , <i>Tioxys complanatus</i> y <i>Aphelinus asychis</i> (parasitoide)	Alfalfa
<i>Chromaphis juglandicola</i> (pulgón de los nogales)	<i>Trixys pallidus</i> (parasitoide)	Nogales
<i>Aonidiella aurantii</i> (escama roja de California)	<i>Aphytis</i> spp. (parasitoide)	Cítricos
<i>Parlatoria oleae</i> (escama del olivo)	<i>Aphytis maulicornis</i> y <i>Coccophagoides utilis</i> (parasitoides)	Olivos
<i>Quadraspidiotus perniciosus</i> (escama de San José)	<i>Prospaltella perniciosi</i> (parasitoide)	Frutales
<i>Antonina graminis</i>	<i>Anagyrus antoninae</i> (parasitoide)	Pastos
<i>Operophtera brumata</i>	<i>Cyzenis albicans</i> y <i>Agrypon flaveolatum</i> (parasitoides)	Manzanos
<i>Oryctes rhinoceros</i>	<i>Rabdionvirus oryctes</i> (virus)	Palma de coco y aceite

Fuente: Caltagirone, 1981.

diseminado a los 48 estados contiguos y se había convertido en una grave plaga de la alfalfa. Algunas importaciones de enemigos naturales comenzaron tan temprano como en 1911, sin embargo, el programa principal que se enfocó al control biológico del picudo se inició en 1957. En este programa, personal del USDA-ARS (Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de Estados Unidos-Agriculture Research Service) condujo exploración extranjera en Europa, lo que resultó en la eventual importación de doce especies de parasitoides, seis de las cuales se establecieron y tienen el crédito de que contribuyeron a la reducción poblacional del picudo en el este de Estados Unidos (Day, 1981).

Búsqueda de enemigos naturales

Antes de que un entomólogo deje su país en búsqueda de nuevos enemigos naturales, debe conocerse muy bien la especie plaga, su distribución y su posible centro de origen; identificarse bien la biología de la plaga, la distribución de su alimento (planta) y el posible complejo de enemigos naturales, si se conoce. De lo contrario, deben observarse las especies relacionadas con la plaga para determinar posibles enemigos naturales. El investigador en control biológico debe ser en extremo naturalista, en todo el sentido de la palabra. Errores taxonómicos podrían costar mucho tiempo y dinero. Los enemigos naturales potenciales se colectan primero en el lugar de origen de la plaga, donde el clima se parece al de donde la plaga causa problemas. Esta búsqueda resulta difícil, puede darse en áreas muy remotas, hostiles y con climas muy calientes. En su lugar de origen la plaga puede escasear, lo que puede indicar que los enemigos naturales tienen relevancia al tener un efecto supresivo y mantener las poblaciones a un nivel bajo. Todos los enemigos naturales potenciales se colectan (los más que sea posible para aumentar el grupo de variación genética). Los candidatos más promisorios se crían cerca a los sitios de colección. Los hiperparasitoides o insectos enfermos se descartan. Los enemigos naturales colectados se manipulan con recursos adecuados de espacio, circulación de aire y alimento. Después estos enemigos naturales se empacan y envían por correo al laboratorio de recepción.

Cuarentena, cría y evaluación de enemigos naturales

Cuando el material vivo llega al laboratorio de recepción, los enemigos naturales se crían según las técnicas conocidas por personal con experiencia. Los insectarios para la cría de los agentes de control biológico se construyen con puertas dobles y ventanas con mallas para prevenir el escape de los nuevos organismos y evitar la entrada de organismos no deseados. Todos los insectos se examinan para asegurarse de que no tienen hiperparasitoides. Posteriormente, se realiza la identificación correspondiente de los enemigos naturales como especie, se conoce su ciclo de vida, sus tolerancias ecológicas, su capacidad reproductiva y su habilidad de búsqueda.

Cuando la cría en laboratorio supera varios cientos de individuos o más, éstos se liberan directamente en el campo o se introducen a jaulas con malla sobre plantas en el campo. En ambos casos se observa el impacto de los enemigos naturales sobre

la plaga. El nivel predatorio o parasitismo se establece y esta información se usa para determinar cómo será el comportamiento del enemigo natural en su nuevo territorio.

Establecimiento de los enemigos naturales

Una de las mayores incertidumbres en el control biológico es que en general se desconoce cuán efectivo es el enemigo natural que se liberará. Esto no sorprende pues existen muchas variables extrínsecas que incluyen clima, edad y variedad de cultivo, variación en las prácticas culturales en diferentes áreas, competencia con otros enemigos naturales, biotipo de la plaga apropiado para el parasitismo, etc., tanto como factores intrínsecos que comprenden la variación genética entre los agentes de control biológico. Una amplia variación genética se introduce mediante una liberación vasta de individuos. De esta manera, existe una mayor posibilidad de que la variación intrínseca del agente permita cubrir y adaptarse a la mayoría de las condiciones ambientales extrínsecas.

Algunos enemigos naturales no se establecen porque no se adaptan a las condiciones ambientales locales o porque existe mucha competencia con otros parasitoides o depredadores. Por ejemplo, entomólogos en Australia realizaron todos los estudios correspondientes para controlar biológicamente una de las principales malezas en pastos: los cactus *prickly pear* *Opuntia inermis* y *Opuntia stricta*, y encontraron 150 especies de enemigos naturales de la planta. De éstos, 51 se introdujeron en cuarentena en Australia, 19 se liberaron y 12 se establecieron. Sin embargo, al final sólo una especie, *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae), controló la maleza (Wilson, 1960).

Después de cualquier programa de introducción y continuas liberaciones en el tiempo debe realizarse una evaluación, la cual indica si los enemigos naturales se adaptan a las nuevas condiciones y si se desplazan a lugares diferentes de donde se liberaron. Los enemigos naturales que resultan exitosos en un área, también pueden ser benéficos en otras zonas cuando se introducen para controlar la misma especie de plaga. La fama del controlador biológico, el depredador *Rodolia cardinalis* (Coleoptera: Coccinellidae), radica en que ha controlado la escama algodonosa de los cítricos *Icerya purchasi* (Homoptera: Margarodidae) en más de veinte países.

Algunos enemigos naturales se establecen pero luego desaparecen, por ejemplo, *Plaesius javanus* (Coleoptera: Histeridae) se introdujo repetidamente desde Java a Australia en 1920 contra *Cosmopolites sordidus* (Coleoptera: Curculionidae). Sin embargo, en fechas más tempranas *P. javanicus* se importó a Fiji donde permaneció y ejerció un control satisfactorio sobre la plaga.

Otros enemigos naturales se establecen rápidamente y tienen alta efectividad, como el parasitoide *Amitus hesperidum* (Hymenoptera: Platygasteridae), el cual se liberó en Florida en 1976 contra *Aleurocanthus woglumi* (Homoptera: Aleyrodidae). *Apanteles ruficrus* (Hymenoptera: Braconidae), es otro ejemplo que exhibe ciertos biotipos geográficos de enemigos naturales. Este parasitoide se introdujo a Nueva Zelanda desde Pakistán para el control de las plagas *Mythimna separata* y *Agrotis* spp.

(Lepidoptera: Noctuidae). Entre 1971 y 1972 se liberaron 400.000 adultos del parasitoide. Aunque el parasitoide estaba en Nueva Zelanda antes de las liberaciones, fue hiperparasitado y, por tanto, inefectivo. Sin embargo, el biotipo de Pakistán resultó muy eficaz contra *M. separata* y ha ahorrado gran cantidad de dinero (Mohyuddin y Shah, 1977). Estudios taxonómicos posteriores demostraron que los biotipos de Pakistán y Nueva Zelanda eran diferentes especies.

Los inviernos fríos y la cosecha del cultivo, entre otros factores, pueden destruir o disminuir la población de enemigos naturales. En estos casos es necesario realizar reintroducciones de los enemigos naturales para suplementar sus densidades. Este proceso de aumentación involucra una cría masiva de millones de hospederos y sus enemigos naturales, lo cual requiere un conocimiento detallado de la metodología de cría y de la biología del enemigo natural y la plaga (véase tabla 5.3).

Tabla 5.3 Características de las plagas para el control biológico

Algunas características de las plagas candidatas para el control biológico:

- Plagas introducidas.
- El impacto económico de la plaga en la región.
- Evaluación del éxito del control biológico en otros países.
- Plagas donde otros métodos de control han fracasado.
- Plagas que no estén bajo cuarentena.
- Plagas con un umbral económico alto y que no son vectores de enfermedades.
- Plagas únicas o dominantes del cultivo particular.
- Plagas con reconocidos enemigos naturales efectivos en otros países.

Control biológico aumentativo

Esta estrategia requiere la propagación masiva y la liberación periódica de enemigos naturales exóticos o nativos, los cuales se multiplican durante la estación de crecimiento del cultivo; sin embargo, no se espera que se conviertan en una parte permanente del ecosistema (Batra, 1982). La liberación aumentativa puede realizarse con expectativas de corto o largo plazo, lo cual depende de la especie plaga que se busca tratar, las especies de enemigos naturales y el cultivo.

El incremento consiste en la manipulación directa de enemigos naturales para aumentar su efectividad. Esto se logra mediante uno o ambos de dos métodos generales: producción masiva y colonización periódica, o mejoramiento genético de los enemigos naturales. De estos dos conceptos el de uso más común es el primero, en él los enemigos naturales se producen en insectarios y luego se liberan bien sea de manera inoculativa o inundativa. Por ejemplo, en áreas donde un enemigo natural particular no puede invernar, una liberación inoculativa cada primavera permite que la población se establezca y controle la plaga de manera adecuada. Las liberaciones inundativas involucran la liberación de grandes números de enemigos naturales de tal modo que su población domine por completo la plaga. El incremento se usa donde las poblaciones de enemigos naturales no están presentes o no responden con suficiente rapidez al aumento de la población de plagas. Por tanto, el incremento

usualmente no proporciona una supresión permanente de las plagas, como puede ocurrir con la importación o con métodos de conservación.

En la actualidad, Cuba es el único país que experimenta un masivo crecimiento de la técnica de control biológico aumentativo. A partir de 1989, este país sufrió una reducción de 89% en la importación de fertilizantes y pesticidas, y para garantizar la seguridad alimentaria, investigadores y agricultores han impulsado proyectos masivos de control biológico. Para finales de 1994, unos 222 centros de producción de insectos entomófagos y entomófagos (CREEs) se han creado (Rosset y Benjamin, 1993). En dichos centros se producen cantidades considerables de avispas parasitoides del género *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae), y algunos entomopatógenos como: *Beauveria bassiana* (78 toneladas métricas), *Bacillus thuringiensis* (1.312 toneladas), *Verticillium lecanii* (196 toneladas) y *Metarhizium anisopliae* (142 toneladas) para el control de varias plagas en los principales cultivos en Cuba (véase tabla 5.4).

Tabla 5.4 Organismos biológicos para el control de insectos plaga en Cuba

Organismos	Cultivo	Plaga
<i>Bacillus thuringiensis</i>	Col	<i>Pieris</i> sp.
	Tomate	<i>Heliothis</i> , <i>Spodoptera</i>
	Pimentón	
	Yuca	<i>Erinnyis</i> sp.
	Yuca	<i>Spodoptera</i>
	Batata	<i>Spodoptera</i>
	Papa	<i>Heliothis</i>
	Maíz	
<i>Beauveria bassiana</i>	Tabaco	
	Banano	<i>Cosmopolites sordidus</i>
	Batata	Curculionidae (picudos)
	Arroz	
<i>Metarhizium anisopliae</i>	Cítricos	
	Pastos	Cercopidae (salivitas)
	Arroz	Curculionidae
<i>Paecilomyces lilacinus</i>	Cítricos	
	Guayaba	Nematodos del género
	Café	<i>Meloidogyne</i>
	Banana	<i>Meloidogyne</i>
<i>Verticillium lecanii</i>		Nematodos: <i>Radopholus similis</i>
	Tomate	Mosca blanca
	Pimentón	Mosca blanca
	Pepino	Mosca blanca
	Calabaza	
	Papa	Mosca blanca
	Fríjol	Mosca blanca
<i>Trichogramma</i> sp.	Pastos	<i>Mocis</i> sp.
	Yuca	<i>Erinnyis</i> sp.
<i>Trichogramma</i> sp.	Caña azúcar	Barreneadores
<i>Pheidole megacephala</i>	Batata	Picudos

Fuente: Rosset y Benjamin, 1994.

En Estados Unidos el éxito del control biológico aumentativo depende del número total de individuos liberados (Ables y Ridgeway, 1981). Entre los agentes biológicos más comunes, disponibles en el comercio, se encuentran: *Trichogramma* spp., *Chrysopa carnea* y algunos patógenos de insectos como *Bacillus thuringiensis*, *B. popilliae*, *Beauveria bassiana* y varios virus de poliedrosis nuclear (VPN). Además, existe una gran cantidad de enemigos naturales potenciales para el control biológico aumentativo de *Heliothis* spp. en numerosos cultivos. Algunos ejemplos incluyen *Cardiophiles carnea* (Hymenoptera: Braconidae), *Trichogramma* spp., *Microplitis croceipes* (Hymenoptera: Braconidae) y *Campoletis sonorensis* (Hymenoptera: Ichneumonidae).

En muchos cultivos los áfidos también presentan un amplio rango de parasitismo por *Praon* spp., *Lysiphlebus* spp., *Aphidius* spp., *Diaeretiella* spp. (Hymenoptera: Aphididae) y otros, los que pueden criarse y liberarse masivamente (Huffaker y Messenger, 1976). Muestras seleccionadas de entomófagos con potencial para control biológico aumentativo en Estados Unidos se presentan en la tabla 5.5 (Ables y Ridgeway, 1981).

Un ejemplo clásico del método de liberación inoculativo lo constituye el uso de la avispa parasitoide *Encarsia formosa* para eliminar poblaciones de la mosca blanca de los invernaderos, *Trialeurodes vaporariorum*, (Hussey y Scopes, 1985; Parrella, 1990) (véase figura 5.1).

La mosca blanca de los invernaderos es una plaga de los cultivos de hortalizas y flores presente en todos los cultivos y resulta notablemente difícil de manejar, aun con pesticidas. Las liberaciones de densidades relativamente bajas (típicamente 0,25 a 2 individuos por planta, según el cultivo) de *E. formosa* de inmediato cuando se detecten las primeras moscas blancas en un cultivo de invernadero pueden prevenir de manera efectiva que se desarrollen poblaciones que lleguen a niveles dañinos. Sin embargo, las liberaciones deben realizarse dentro del contexto de un manejo integrado del cultivo que tenga en cuenta la baja tolerancia de los parasitoides a los pesticidas.

En algodón, la investigación demuestra que de 50.000 a 100.000 *Trichogramma* spp. por acre deben liberarse con intervalos de dos a cinco días, durante el máximo periodo de oviposición de *Heliothis* spp. para incrementar significativamente el parasitismo y obtener el máximo control. Otros trabajos indican que las

liberaciones de más de 28.000 *Lysiphlebus testaceipes* por acre, en monocultivos en planicies altas de Texas, no disminuyeron las poblaciones de áfidos por debajo del umbral económico. En la tabla 5.6 se presentan las dosis establecidas para algunos enemigos naturales en ciertos agroecosistemas.

Como la mayor parte del incremento involucra la producción masiva y la colonización periódica de enemigos naturales, este tipo de control biológico se presta para desarrollo comercial. Existen cientos de productos de control biológico disponibles en el comercio para docenas de plagas invertebradas, vertebradas, malezas y fitopatógenos (Anónimo, 1995).



Figura 5.1 Mecanismo de inoculación de parasitoides en cultivos

Tabla 5.5 Algunos enemigos naturales con potencial para el control biológico aumentativo

<i>Enemigo natural candidato al aumento</i>	<i>Plaga</i>	<i>Sistema de cultivo</i>
Acari	<i>Tetranychus mcdanieli</i>	Manzano
<i>Typhlodromus</i> spp.	<i>Steneotarsonemus pallidus</i>	Fresa
<i>Phytoseiulus</i> spp.	<i>Tetranychus urticae</i>	Fresa
Hemiptera	<i>Tetranychus</i> spp.	Cultivos en invernadero
<i>Jalysus spinosus</i>	<i>Heliothis virescens</i>	Tabaco
	<i>Manduca</i> spp.	
Neuroptera		
<i>Chrysopa carnea</i>	<i>Heliothis</i> spp.	Cultivos para fibra y alimento
	<i>Pseudococcus</i> spp.	Pera, otras frutas
	<i>Trichoplusia ni</i>	Repollo
	pulgones	Papa
Coleoptera		
<i>Stethorus picipes</i>	<i>Oligonychus punica</i>	Aguacate, otras frutas y vegetales
<i>Coccinella</i> spp.	Pulgones	Vegetales, frutas y nueces
<i>Cryptolacmus montrouzieri</i>	Chanchito blanco (Margarodidae)	Cítricos
Hymenoptera		
<i>Bracon kirkpatricki</i>	<i>Pectinophora gossypiella</i>	Algodón
<i>Bracon mellitor</i>	<i>Anthonomus grandis</i>	Algodón
<i>Macrocentrus anclivora</i>	<i>Grapholitha molesta</i>	Durazno
<i>Chelonus blackburni</i>	<i>P. gossypiella</i>	Algodón
<i>Apanteles melanoscelus</i>	<i>Lymantria dispar</i>	Forestales
<i>Apanteles rebecca</i>	<i>Pieris rapae</i>	Repollo
<i>Microplitis croceipes</i>	<i>Heliothis</i> spp.	Numerosos cultivos
<i>Campoletis sonorensis</i>	<i>Heliothis</i> spp.	Numerosos cultivos
<i>Praon</i> spp.	Pulgones	Numerosos cultivos
<i>Lysiphlebus</i> spp.	Pulgones	Numerosos cultivos
<i>Aphidius smithi</i>	<i>Acyrtosiphon pisum</i>	Arveja y otros vegetales
<i>Diaeretiella</i> spp.	Pulgones	Col
<i>Aphytis melinus</i>	Escama roja de California	Cítricos
<i>Encarsia formosa</i>	Moscas blancas	Cultivos en invernadero
<i>Pediobius foveolatus</i>	<i>Epilachna</i> spp.	Soya, legumbres, calabaza
<i>Trichogramma</i> spp.	<i>Heliothis</i>	Cultivos/fibra y alimento
	<i>Plusiine</i> spp. (Noctuidae)	Cultivos/fibra y alimento
	<i>Pieris</i> spp.	Col
	<i>Manduca</i> spp.	Tabaco, tomates
	<i>Ostrinia nubilalis</i>	Maíz
	<i>Laspeyresia pomonella</i>	Manzano, otras frutas
Diptera		
<i>Lixophaga diatraeae</i>	<i>Diatraea</i> spp.	Caña azúcar
<i>Eucelatoria</i> spp.	<i>Heliothis</i> spp.	Numerosos cultivos
<i>Voria ruralis</i>	<i>Trichopusia ni</i>	Col, otros cultivos

Fuente: Ables y Ridgeway, 1981.

Tabla 5.6 Dosis establecidas para ciertos enemigos naturales encontrados en el mercado

<i>Enemigo natural</i>	<i>Plaga a controlar</i>	<i>Dosis</i>	<i>Cultivo</i>
<i>Phytoseiulus persimilis</i>	<i>Tetranychus spidermites</i>	20 kg/acre 3 veces/año	Fresas
<i>Trichogramma</i> spp.	Huevos de lepidóptero	15 kg/acre dos veces por semana pro 10 semanas	Tomate
<i>Diglyphus begini</i>	<i>Liriomyza</i> spp.	8 kg por lote	Crisantemos

Comercialmente el control aumentativo puede ser muy efectivo. Muchas empresas comercializan un gran número de avispas parasitoides, el depredador de áfidos *Chrysoperla carnea* y entomopatógenos como *Bacillus thuringiensis*, *B. popilliae*, *Beauveria bassiana* y muchos VPN. En la década de los ochenta, los costos de los tratamientos fueron aproximadamente de US\$24,60 a US\$29,60 por hectárea, en huertos de cítricos o manzana y de US\$133 a US\$2.398 por hectárea en invernaderos (Batra, 1982). En la actualidad, los precios aún se mantienen competitivos.

La práctica de incremento difiere de la importación y conservación en que el objetivo primario no consiste en realizar cambios permanentes en un agroecosistema para mejorar el control biológico. Al contrario, el incremento por lo general busca adaptar los enemigos naturales para que encajen en los sistemas de producción existentes. Por ejemplo, biotipos del ácaro depredador *Metaseiulus occidentalis* se seleccionaron en el laboratorio para resistencia a los pesticidas que se usan comúnmente en un programa de manejo integrado en los huertos de almendros de California (Hoy, 1985). Este programa les economizó a los productores de US\$60 a US\$110 por hectárea por año en reducción de uso de pesticidas y pérdidas de rendimientos (Headley y Hoy 1987). El mejoramiento genético de varios depredadores y parasitoides se logró mediante métodos de selección tradicionales (Hoy, 1992), y parece posible con tecnología de ADN recombinante.

Un excelente ejemplo de una práctica de incremento adaptada con éxito a una amplia variedad de sistemas agrícolas lo representa la liberación inundativa de avispas *Trichogramma*. Estos diminutos endoparasitoides de huevos de insectos se liberan en gran número en cultivos o bosques (hasta varios millones por hectárea) sincronizados con la presencia de huevos de la plaga. Las especies de *Trichogramma* son las de mayor incremento en cualquier enemigo natural, y en los esfuerzos de control biológico se han producido en masa y liberado por casi setenta años. En el mundo entero más de 32.000.000 ha de cultivos agrícolas y forestales se tratan anualmente con *Trichogramma* spp. en diecinueve países, más que todo en China, Cuba y otras repúblicas de la antigua Unión Soviética (Li, 1994).

Hasta hace poco, la producción agrícola y los sistemas de manejo de plagas chinos capitalizaban los bajos costos de la mano de obra, y en general siguen procesos altamente innovadores y, sin embargo, con tecnologías simples. Por ejemplo, las poblaciones de *Trichogramma* spp. que se liberan de manera inundativa para

eliminar el barreneador de la caña de azúcar *Chilo* spp. se protegen de la lluvia. Los huevos parasitados criados en un insectario se envuelven en segmentos de hojas que luego se colocan a mano sobre las hojas de la caña de azúcar. La mayor parte de la producción de *Trichogramma* en China se realiza en instalaciones que producen el material para un área localizada. Estas instalaciones van desde insectarios al aire libre hasta instalaciones mecanizadas con tecnología de punta en el mundo en cuanto al desarrollo de huevos artificiales del hospedero.

Una de las barreras para una implementación más amplia del control biológico en la agricultura occidental ha sido socioeconómica (Van Lenteren, 1990). En los actuales sistemas de producción agrícola a gran escala existe una recompensa para la eficiencia y la economía de escala. Alrededor de la aplicación de agroquímicos se han desarrollado industrias completas de apoyo, incluyendo la manufactura, distribución y venta de equipos de aplicación e inclusive servicios de aplicación. Para que los productos de control biológico no entren en conflicto con esas industrias y para competir con fuerza los pesticidas deben tener muchas de las mismas características. Idealmente, deben ser tan efectivos como los pesticidas, tener actividad residual, ser fáciles de usar y tener la capacidad de aplicarse rápido a gran escala con los equipos convencionales de aplicación.

En Europa Occidental casi dos décadas de investigación intensiva resultaron en la comercialización de tres productos que utilizan la especie nativa europea *Trichogramma brassicae* para suprimir el barreneador europeo del maíz, *Ostrinia nubilalis* Hübner, en campos de este alimento (Bigler *et al.*, 1989). Por año, estos productos se aplican a cerca de 7.000 ha tanto en Suiza como en Alemania, 150 ha en Austria y 15.000 ha en Francia. Los tres productos se basan en la manufactura de paquetes de plástico o papel, diseñados para proteger a las avispas contra climas extremos y predación hasta su emergencia en el campo.

Como en el caso chino, que se menciona antes, los productos europeos de *Trichogramma* en su mayor parte se aplican a mano en los campos de cultivo. Una excepción la representa el producto Trichocap que puede aplicarse al voleo o por avión, con la utilización de equipo de aplicación convencional. Los paquetes de Trichocap son cápsulas huecas de papel corrugado en forma de nuez (2 cm de diámetro), cada una contiene aproximadamente 500 huevos parasitados de la polilla de la harina del Mediterráneo *Ephestia kuehniella* (Kabiri *et al.*, 1990). Los *Trichogramma* que están en proceso de desarrollo dentro de las cápsulas se inducen al estado de hibernación (diapausa) en el insectario, luego se almacenan en condiciones de refrigeración hasta por nueve meses sin pérdida de calidad. Este sistema permite la producción del producto durante los meses de invierno, luego se distribuye a los productores en el verano cuando lo necesitan.

Cuando se remueven del almacenamiento en frío, los *Trichogramma* dentro de las cápsulas comienzan a desarrollarse y luego emergen cuando hay aproximadamente a cien días grado más tarde. Este proceso de “reactivación” puede manipularse de modo que las cápsulas contengan *Trichogramma* en diferentes estados de desarrollo que se aplican a los campos al mismo tiempo, así se extiende el periodo de emergencia de los parasitoides y se aumenta la actividad “residual” de una sola aplicación aproximadamente a una semana. La planeación y preparación del producto para

aplicación se hace por la compañía de modo que los productores sólo se responsabilizan de la aplicación del producto en el campo.

Conservación y manejo del hábitat

Este enfoque enfatiza en el manejo de agroecosistemas, con el objetivo de proveer un ambiente general conducente a la conservación y crecimiento de una biota compleja de enemigos naturales. Las posibilidades de incrementar poblaciones efectivas de artrópodos benéficos son viables por medio del manejo del hábitat, que a su vez media la disponibilidad de alimentos, refugio y otros recursos para los enemigos naturales dentro y fuera del cultivo (Huffaker y Messenger, 1976) (véase tabla 5. 7).

Tabla 5.7 Necesidades para la estrategia de conservación

<i>Necesidades para la estrategia de conservación</i>	
Para desarrollar esta estrategia de conservación, se requiere el uso de acciones premeditadas que protejan y mantengan las poblaciones de los enemigos naturales y una de las más importantes es el aumento de la biodiversidad vegetal.	Se requiere, también, conocer cuáles especies de enemigos naturales están presentes, qué plagas atacan, cuáles son más efectivas y bajo qué condiciones; ya que en función de esta información se escogen las formas más apropiadas de protegerlas y ayudarlas.

En cualquier esfuerzo de control biológico la conservación de enemigos naturales constituye un componente crítico. Esto implica identificar los factores que limitan la efectividad de un enemigo natural particular y modificarlos para incrementar la efectividad de las especies benéficas. En general, la conservación de los enemigos naturales involucra bien sea reducir los factores que interfieren con los enemigos naturales o suministrar los recursos que éstos necesitan en su medio ambiente.

Pequeños cambios en las prácticas agrícolas pueden causar un incremento sustancial en la población de enemigos naturales durante el periodo crítico de crecimiento de los cultivos. Algunas prácticas simplemente incluyen la eliminación del uso de pesticidas químicos o evitar prácticas disturbantes como el control de malezas con herbicidas y el arado. Con la eliminación total de pesticidas se restituye la diversidad biológica y se induce un control biológico efectivo de plagas específicas. En Costa Rica, en el transcurso de dos años, los insectos plaga de banano alcanzaron niveles por debajo del umbral económico, dado el incremento en el parasitismo y la predación por algunos enemigos naturales, luego del abandono de los insecticidas Dieldrin y Carbaryl. Del mismo modo, en nogales de California el control biológico natural de dos especies de escamas se logró rápidamente por parasitoides de la familia Encyrtidae después de la eliminación total del uso del DDT (Croft, 1990).

Muchos factores interfieren con la efectividad de un enemigo natural. Las aplicaciones de pesticidas pueden matar directamente a los enemigos naturales o tener efectos indirectos por medio de la reducción en los números o en la disponibilidad de hospederos. Varias prácticas culturales, como la labranza o la quema de los desechos

del cultivo matan enemigos naturales o tornan inadecuado el hábitat del cultivo. En huertos, el laboreo repetido puede crear depósitos de polvo sobre las hojas, matar a los pequeños depredadores y parasitoides, así mismo, aumentar ciertos insectos y ácaros plagas. En un estudio, el lavado periódico del follaje de cítricos resultó en el aumento del control biológico de la escama roja de California, *Aonidiella aurantii*, por el incremento de la eficiencia de los parasitoides (Debach y Rosen, 1991). Finalmente, los efectos de las defensas químicas de la planta hospedera que dañan a los enemigos naturales, pero a los cuales se adaptan las plagas, pueden reducir la efectividad del control biológico. Algunas plagas secuestran componentes tóxicos de su planta hospedera y los usan como defensa contra sus propios enemigos. En otros casos, las características físicas de la planta hospedera, como las pilosidades de la hoja, reducen la habilidad de los enemigos naturales para encontrar y atacar los hospederos.

Provisión de recursos

Una manera de conservar los enemigos naturales consiste en asegurar que se cumple con los requisitos ecológicos en el ambiente del cultivo. Para ser efectivos, los enemigos naturales pueden requerir acceso a hospederos alternos, recursos alimentarios para los adultos, hábitats para hibernación, un suministro constante de alimentos y microclimas apropiados (Rabb *et al.*, 1976). Algunas veces, es necesario proveer recursos suplementarios como la construcción de nidos artificiales para *Polistes annularis* (Hymenoptera: Vespidae), lo que incrementó la predación de plagas como *Alabama argillacea* (Lepidoptera: Noctuidae) en algodón y *Manduca sexta* (Lepidoptera: Sphingidae) en el tabaco. La aspersión de alimentos suplementarios (mezcla de levadura, azúcar y agua) multiplicó seis veces la oviposición de *Chrysopa carnea* e incrementó la abundancia de Syrphidae, Coccinellidae y Malachiidae en parcelas de algodón y alfalfa. Para mejorar la sobrevivencia y reproducción de insectos benéficos en un agroecosistema, conviene tener poblaciones alternativas de presas fluctuantes de forma permanente a niveles subeconómicos presentes en los cultivos (Van den Bosch y Messenger, 1976). Por ejemplo, en Sudáfrica la abundancia relativa de áfidos en repollos, fue un factor determinante en la efectividad de los depredadores contra larvas de *Plutella maculipennis* (Lepidoptera: Plutellidae). La introducción de poblaciones de huéspedes garantizó una gran efectividad en el control de *Pieris* spp. (Lepidoptera: Pieridae) en el campo. La continua liberación de mariposas *Pieris* fértiles incrementó diez veces la población normal en la primavera y permitió a los parásitos *Trichogramma evanescens* y *Cotesia rubecula* incrementarse tempranamente y mantenerse a un nivel efectivo durante la estación de crecimiento (Van den Bosch y Messenger, 1973).

Diversificación de hábitat

La emergencia de la disciplina de ecología del paisaje y el estudio de las alteraciones del medio y sus efectos sobre la dinámica de la comunidad agrícola impactan la forma como pensamos sobre la conservación de enemigos naturales. En los

últimos quince años, los ecólogos se percataron del papel central que juegan las alteraciones en la estructuración de las comunidades ecológicas sobre poblaciones específicas (Pickett y White, 1985; Reice, 1994). Mientras los ecosistemas terrestres más altamente disturbados pueden tener un evento de alteración cada cierto número de años (por ejemplo, el fuego en las praderas), muchos ecosistemas agrícolas experimentan múltiples eventos de alteración en cada estación de cultivo (arado, siembra, aplicación de fertilizantes y pesticidas, cultivo y cosecha). Desde un punto de vista ecológico, los resultados son predecibles (Odum, 1985). Sistemas altamente alterados exhiben una reducción en la diversidad de especies y exhiben cadenas alimentarias más cortas, lo cual resulta en que unas pocas especies bien adaptadas (por ejemplo, plagas) aumentan ya que tienen menor número de enemigos naturales para suprimir sus poblaciones. Esto requiere que se inicien eventos adicionales de alteración (por ejemplo, aplicaciones de pesticidas) los cuales, aunque controlan el síntoma negativo inicial, pueden precipitar recurrencia de plagas.

Los sistemas actuales de producción de cultivos simplifican la estructura física de los paisajes agrícolas (Forman y Godron, 1986). Con mayor dependencia en la mecanización y los pesticidas, la diversidad en las tierras agrícolas desapareció rápidamente y los impactos sobre los enemigos naturales sólo ahora se comienzan a entender (Ryszkowski *et al.*, 1993). En general, la mayor fragmentación del hábitat, el aislamiento y la reducida complejidad estructural del paisaje tienden a desestabilizar las interacciones bióticas que sirven para regular los ecosistemas naturales (Kruess y Tschamtker, 1994; Robinson *et al.*, 1992).

El objetivo de un enfoque ecológico para la conservación del control biológico consiste en modificar la intensidad y frecuencia de las alteraciones en agroecosistemas hasta el punto en que los enemigos naturales funcionan de manera efectiva. Esto ocurre en el campo, las fincas y en los grandes paisajes. Dentro de los campos, la modificación en la intensidad y frecuencia del laboreo de la tierra (labranza mínima o cero labranza) deja más residuos de plantas en la superficie del suelo y tiene un impacto positivo sobre depredadores (escarabajos del suelo y arañas). La siembra intercalada también modifica el microclima de los campos de cultivo y lo hace más favorable para los parasitoides.

La presencia y distribución de hábitats no cultivados alrededor de campos con frecuencia resulta crítica para la supervivencia de los enemigos naturales. *Eriborus terebrans* (Hymenoptera: Ichneumonidae) es una avispa que parasita las larvas del barrenador europeo del maíz. La hembra de *Eriborus* requiere temperaturas moderadas ($<32^{\circ}\text{C}$) y una fuente de azúcar (néctar de plantas en flor o miel producida por los áfidos). Ninguna de estas condiciones se cumple en un campo de maíz que se maneja de forma convencional. Por tanto, las avispas buscan sitios más protegidos como cercas de madera y zonas boscosas donde encuentran temperaturas más bajas, una mayor humedad relativa y abundantes fuentes de alimento para los adultos. Las larvas del barrenador europeo del maíz ubicadas en bordes de cultivos cercanos a esta clase de hábitats son parasitadas de dos a tres veces más que en las hileras internas de los campos (hasta 40%) (Landis y Haas, 1992). La investigación actual examina la posibilidad de modificar los sistemas de producción de maíz mediante la creación de hábitats que sirvan de refugio a los enemigos naturales para suministrarles

recursos críticos y aumentar el control natural del barreneador europeo del maíz. Cultivos intercalados, cultivos en franjas, lo mismo que la modificación de los hábitats circundantes mediante setos vivos, bosquetes, etc. son técnicas promisorias

Es ampliamente aceptado que la diversidad de los agroecosistemas se asocia con la estabilidad a largo plazo de las poblaciones de insectos presentes, quizá porque existe una variedad de parásitos y de depredadores disponibles para suprimir el crecimiento de la población potencial de especies plagas. La dispersión de cultivos en el campo puede dificultar la migración y la búsqueda de plantas hospederas y en consecuencia afectar el crecimiento exponencial de fitófagos o patógenos (Andow, 1991). La diversificación de agroecosistemas resulta generalmente en el incremento de oportunidades ambientales para los enemigos naturales y, por consiguiente, en el mejoramiento del control biológico de plagas. La amplia variedad de arreglos vegetales disponibles en forma de policultivos, sistemas diversificados de cultivo-malezas, cultivos de cobertura, etc. y su efecto sobre la población de plagas y enemigos naturales asociados se ha estudiado extensamente (Altieri, 1994; Altieri y Nicholls, 2004). Algunos factores que se relacionan con la regulación de plagas en agroecosistemas diversificados incluyen: el incremento de la población de parasitoides y predadores, la disponibilidad de huéspedes o presas para los enemigos naturales, la disminución en la colonización y reproducción de las plagas, la inhibición de la alimentación mediante repelentes químicos de plantas no atractivas a las plagas, la prevención del movimiento y aumento de emigración de plagas y la óptima sincronización entre enemigos naturales y plagas.

En general, está bien documentado que en agroecosistemas policulturales existe incremento en la abundancia de depredadores y parasitoides, ocasionado por la expansión de la disponibilidad de presas alternativas, fuentes de néctar y microhábitats apropiados (Altieri, 1994). En la tabla 5.8 se presentan varios ejemplos de plagas reguladas en una serie de policultivos.

Si se incrementa la diversidad de plantas dentro del campo se facilita el control biológico. Varios trabajos realizados en la ex Unión Soviética indican que el uso de plantas productoras de néctar en huertos frutales provee recursos alimenticios importantes para incrementar la efectividad de insectos entomófagos. Experimentos de campo en el norte de Cáucaso demostraron que la siembra de *Phacelia* spp. en los huertos incrementa el parasitismo de *Quadraspidiotus perniciosus* (Homoptera: Diaspididae) por su parásito *Aphytis proclia* (Hymenoptera: Aphididae). Tres siembras sucesivas de flores *Phacelia* en estos campos incrementaron el parasitismo alrededor de 70%. Estas mismas plantas han demostrado, además, un incremento en la abundancia de *Aphelinus mali* (Hymenoptera: Aphelinidae) para el control de áfidos en manzana y una marcada actividad del parásito *Trichogramma* spp., en el mismo cultivo (Van den Bosch y Telford, 1964).

La manipulación de la vegetación natural adyacente a los campos de cultivo también puede usarse para promover el control biológico, ya que la supervivencia y actividad de muchos enemigos naturales dependen de recursos ofrecidos por la vegetación contigua al campo. Los cercos vivos y otros aspectos del paisaje han recibido gran atención en Europa, por sus efectos en la distribución y abundancia de artrópodos en las áreas adyacentes a los cultivos (Fry, 1995). En general, se reconoce

Tabla 5.8 Ejemplos de sistemas de cultivo múltiples que previenen la explosión de plagas mediante el incremento de enemigos naturales

Sistema múltiple de cultivos	Plaga regulada	Factores involucrados
Cultivos de Brassica y frijol	<i>Brevicoryne brassicae</i> y <i>Delia brassicae</i>	Alta predación e interrupción del comportamiento de oviposición.
Bruselas intercaladas con habas o mostazas	<i>Phyllotreta cruciferae</i> y áfidos de la col <i>Brevicoryne brassicae</i>	Reducción de la apariencia de la planta, actúa como cultivo trampa, incrementando el control biológico.
Coles intercaladas con trébol rojo	<i>Erioischia brassicae</i> , <i>Pieris rapae</i>	Interferencia con colonización e incremento de carábidos en el suelo.
Yuca intercalada con caupí	Moscas blancas, <i>Aleurotrachelus socialis</i> y <i>Trialeurodes variabilis</i>	Cambios en el vigor de la planta e incremento en la abundancia de enemigos naturales.
Maíz intercalado con habas y calabaza	Pulgones, <i>Tetranychus urticae</i> y <i>Macroductylus</i> sp.	Incremento en la abundancia de predadores.
Maíz intercalado con batata	<i>Diabrotica</i> spp. y cicadélidos <i>Agallia lingula</i>	Incremento en el parasitismo.
Algodón intercalado con caupí forrajero	Picudo <i>Anthonomus grandis</i>	Incremento en la población del parásito <i>Eurytoma</i> sp.
Policultivo de algodón con sorgo o maíz	Gusano de maíz <i>Heliothis zea</i>	Incremento en la abundancia de predadores.
Franjas de cultivo de algodón y alfalfa	Chinches <i>Lygus hesperus</i> y <i>L. elisus</i>	Prevención de la emigración y sincronización entre las plagas y los enemigos naturales.
Duraznos intercalados con fresas	Enrollador de la hoja de fresa <i>Ancyliis comptana</i> y polilla <i>Grapholita molesta</i>	Incremento de población de parásitos (<i>Macrocentrus ancyliivora</i> , <i>Microbracon gelechise</i> y <i>lixophaga variabilis</i>).
Maní intercalado con maíz	Berreñador del maíz <i>Ostrinia furnacalis</i>	Abundancia de arañas (<i>Lycosa</i> sp.).
Sésamo (ajonjolí) intercalado con algodón	<i>Heliothis</i> spp.	Incremento en la abundancia de insectos benéficos y cultivos trampa.

Fuente: Altieri y Nicholls, 2004. (fin pie de tabla)

la importancia de la vegetación natural alrededor de los campos de cultivo como reserva de enemigos naturales de plagas (Van Emden, 1965). Estos hábitats son importantes como sitios alternos para la hibernación de algunos enemigos naturales, igual que áreas con recursos alimenticios como polen o néctar para parasitoides y depredadores. Muchos estudios documentan el movimiento de enemigos naturales desde los márgenes hacia el centro de los cultivos y demuestran un mayor nivel de control biológico en hileras de cultivos adyacentes a vegetación natural (Altieri y Nicholls, 2004). Estudios de los parasitoides Tachinidae e Ichneumonidae cuando atacan *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) que se realizaron cerca de Moscú,

que muestran que la eficiencia del parasitismo fue substancialmente mayor en hileras de repollos cercanas a márgenes con plantas en floración de la familia umbelífera (Huffaker y Messenger, 1976).

En California se observó que el parásito de huevos *Anagrus epos* (Hymenoptera: Mymaridae) es efectivo en el control del cicadélido de la uva *Erythroneura elegantula* (Homoptera: Cicadellidae) en viñedos adyacentes a moras silvestres, puesto que éstas albergan otro cicadélido *Dikrella cruentata* (Homoptera: Cicadellidae) que no se considera plaga, pero sus huevos sirven en invierno como único alimento para el parásito *Anagrus*. Además, estudios recientes muestran que ciruelos (*Prunus* sp.) plantados alrededor de los viñedos tienden a incrementar la población de *Anagrus epos* y promover parasitismo de cicadélidos temprano en la estación (Flint y Roberts, 1988). También en California, en el valle de San Joaquín, el parasitismo del gusano de la alfalfa, *Colias eurytheme* (Lepidoptera: Pieridae), con *Apanteles medicaginis* (Hymenoptera: Braconidae) fue mucho mayor en secciones del campo donde las malezas se encontraban en floración junto a los canales de irrigación, en contraste con áreas de cultivo donde la maleza se eliminó (DeBach, 1964).

Finalmente, respecto al paisaje, la estructura física de los sistemas de producción agrícola también puede influir sobre las plagas y la diversidad y abundancia de los enemigos naturales. En un estudio que comparó paisajes simples con otros de mosaico, Ryszkowski *et al.* (1993) concluyeron que los enemigos naturales dependen más que las plagas de los hábitats de refugio y cuanto mayor fue la abundancia de estos refugios en los paisajes de mosaico, mayor fue su diversidad, abundancia y habilidad para responder a los números de la presa. Landis y Marino (1996) examinaron el parasitismo del gusano ejército, *Pseudaletia unipuncta* (Lepidoptera: Noctuidae), en paisajes estructuralmente complejos en comparación con paisajes agrícolas simples. Con frecuencia, el parasitismo en los sitios complejos fue más de tres veces superior que en los sitios simples (13,1% y 3,4%). Las diferencias se atribuyeron en gran parte a *Meteorus communis* (Hymenoptera: Braconidae), avispa mucho más abundante en los hábitats complejos. Los autores propusieron la hipótesis de que la abundancia y proximidad de hábitats preferidos para hospederos alternos de *M. communis* parecían responsables de las diferencias observadas.

En el pasado, la conservación se intentaba con una especie a la vez, y se concentraba en suplir las necesidades del enemigo natural que, se pensaba, era el más importante en un sistema particular. Aunque éste continuará como un enfoque muy útil, ahora parece posible que la teoría ecológica básica provea la información para el diseño y manejo de paisajes para conservar e incrementar la efectividad de comunidades enteras de enemigos naturales (véase tabla 5.9).

Naturaleza y función de la biodiversidad en agroecosistemas

La biodiversidad se refiere a todas las especies de plantas, animales y microorganismos que existen e interactúan recíprocamente dentro de un ecosistema. En todos los agroecosistemas existen polinizadores, enemigos naturales, lombrices de tierra y microorganismos del suelo, todos componentes claves de la biodiversidad

Tabla 5.9 Acciones para incrementar poblaciones y efectividad de los enemigos naturales

<i>Algunas acciones que promueven tanto el incremento sustancial de la población de enemigos naturales como una mayor efectividad</i>		
Aumentar la diversidad de plantas en monocultivos anuales.	Favorece la abundancia y efectividad de los enemigos naturales al estar más disponibles presas alternativas, fuentes de néctar y microhábitats apropiados.	Diversas asociaciones de cultivos han mostrado niveles bajos de plagas y un incremento en la abundancia de artrópodos depredadores y parasíticos.
Eliminar el uso de insecticidas químicos.	Se puede restituir la diversidad biológica y conducir a un control biológico efectivo de plagas específicas.	En nogales de California el control de dos especies de escamas se logró por la introducción de los parasitoides de la familia Encyrtidae y la eliminación total del uso del DDT.
Evitar prácticas que perturben como el control de malezas con herbicidas y el arado.	Algunas malezas proveen de insectos huéspedes alternativos para los enemigos naturales; así como fuentes de polen y néctar para los adultos de estos insectos.	Ciertas malezas (principalmente Umbelliferae, Leguminosae y Compositae), juegan un importante rol ecológico al acoger a un complejo de artrópodos benéficos que ayudan en el control de plagas.
Proveer recursos suplementarios.	Para incrementar la efectividad de la depredación y parasitismo sobre plagas importantes.	Como la construcción de nidos artificiales, para las avispas del género <i>Polistes</i> que predan sobre larvas de lepidópteros en algodón y tabaco. La aspersión de alimentos suplementarios (mezclas de levadura, azúcar y agua) multiplicó seis veces la oviposición del crisópido <i>Chrysoperla carnea</i> e incrementó la abundancia de Syrphidae, Coccinellidae y Malachiidae. La siembra de plantas productoras de néctar como <i>Phacelia</i> spp. Incrementó el parasitismo y abundancia de <i>Aphytis</i> , <i>Aphe- linus</i> y <i>Trichogramma</i> sp. en huertos frutales.
Tener poblaciones alternativas de presas fluctuantes a niveles subeconómicos.	Para mejorar la sobrevivencia y reproducción de insectos benéficos.	La abundancia relativa de áfidos en repollo determinó la efectividad de los depredadores de larvas de un lepidóptero.

Tabla 5.9 (continuación)

Manipular la vegetación natural adyacente a los campos de cultivo.	Promueve el control biológico. Son áreas con recursos alimenticios como polen y néctar para los enemigos naturales o bien son sitios alternos de invernación de algunos enemigos naturales. La vegetación natural alrededor de los campos ha mostrado ser reservorio de enemigos naturales.	La introducción de poblaciones de huéspedes garantizó una gran efectividad en el control de del lepidóptero <i>Pieris</i> y permitió a <i>Trichogramma</i> sp. y a <i>Cotesia</i> sp. incrementarse y mantenerse a un nivel efectivo. Diversos estudios han evidenciado el movimiento de enemigos naturales desde los márgenes hacia adentro de los cultivos, así se logra un mayor control de la plaga en las plantas adyacentes a los márgenes de vegetación natural. El parasitismo de Tachinidae e Ichneumonidae sobre <i>Plutella xylostella</i> fue mayor en las hileras de repollo cercanas a márgenes con plantas en floración de umbelíferas.
Usar cercos vivos.	Promueve alimento alternativo.	En California se ha observado que el parásito de huevos <i>Anagrus</i>, es efectivo en el control de la chicharrita de la uva <i>Erythroneura elegantula</i> en viñedos adyacentes a moras silvestres, ya que éste alberga otra especie de chicharrita que no se considera como plaga, pero sus huevos sirven en el invierno como el único recurso alimenticio para el parásito <i>Anagrus</i>. También en California, en el valle de San Joaquín, el parasitismo del gusano de la alfalfa <i>Colias eurytheme</i> fue mayor en donde había bordes de malezas en floración.

que juegan papeles ecológicos importantes, al mediar procesos como introgresión genética, control natural, ciclo de nutrientes, descomposición, etc. (véase figura 5.2) El tipo y la abundancia de biodiversidad dependen de la estructura y manejo del agroecosistema en cuestión.

Con frecuencia, el agroecosistema presenta mayor diversidad y permanencia, se rodea de vegetación natural, se maneja con pocos insumos (por ejemplo, sistemas

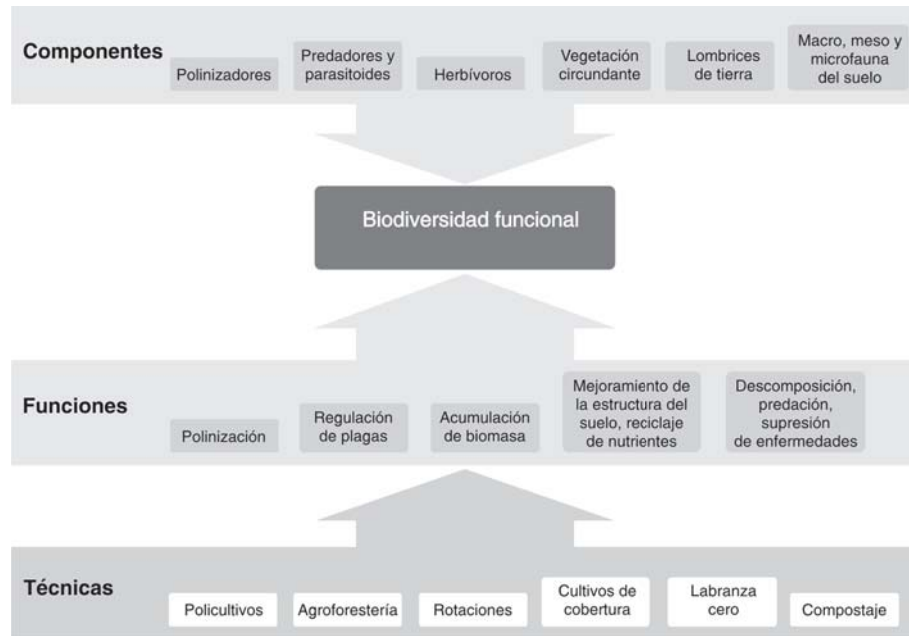


Figura 5.2 Componentes, funciones y estrategias de mejoramiento de la biodiversidad en agroecosistemas

tradicionales de policultivos y agrosilvopastoriles) y exhibe procesos ecológicos muy ligados a la amplia biodiversidad del sistema. Esto no sucede en sistemas simplificados (monocultivos modernos) que deben subsidiarse con altos insumos al carecer de biodiversidad funcional.

Todos los agroecosistemas son dinámicos y están sujetos a diferentes tipos de manejo, de manera que los arreglos de cultivos en el tiempo y en el espacio cambian continuamente de acuerdo con factores biológicos, socioeconómicos y ambientales. Tales variaciones en el paisaje determinan el grado de heterogeneidad característica de cada región agrícola, la cual condiciona el tipo de biodiversidad presente y la que beneficia o no la protección de cultivos en agroecosistemas particulares. Uno de los mayores desafíos para los agroecólogos consiste en identificar ensamblajes de biodiversidad, bien sea del campo o del paisaje, que rinden resultados favorables como la regulación de plagas (véase tabla 5.10). El desafío de diseñar tales arquitecturas sólo puede enfrentarse con el estudio de las relaciones entre la diversificación de la vegetación y la dinámica poblacional de herbívoros y sus enemigos naturales asociados en agroecosistemas particulares.

Los componentes de la biodiversidad en agroecosistemas pueden clasificarse de acuerdo con la función que juegan en el agroecosistema. Según esto, la biodiversidad se agrupa así:

Tabla 5.10 Factores de los que depende la biodiversidad insectil en los agroecosistemas

El nivel de biodiversidad insectil en los agroecosistemas depende de cuatro características principales (Southwood y Way, 1970):

- La diversidad de vegetación dentro y alrededor del agroecosistema.
- La durabilidad del cultivo dentro del agroecosistema.
- La intensidad del manejo.
- El aislamiento del agroecosistema de la vegetación natural.

- Biodiversidad productiva. Cultivos, árboles y animales que eligen los agricultores y que establecen el nivel básico de diversidad útil en el sistema.
- Biota funcional. Organismos que contribuyen a la productividad por medio de la polinización, el control biológico, la descomposición, etc.
- Biota destructiva. Malezas, insectos plaga y patógenos que reducen la productividad cuando alcanzan niveles poblacionales altos.

Estas categorías se agrupan en otra forma propuesta por Vandermeer y Perfecto (1995), quienes reconocen dos tipos de componentes de la biodiversidad: 1) biodiversidad planificada o productiva, incluye los cultivos y animales incluidos en el agroecosistema por el agricultor y varía de acuerdo con el manejo y los arreglos de cultivos; 2) biodiversidad asociada, incluye la flora y la fauna del suelo, los herbívoros, descomponedores y depredadores, que colonizan al agroecosistema desde los ambientes circundantes y que permanecen en el agroecosistema según el tipo de manejo adoptado. La relación entre los dos componentes de biodiversidad se ilustra en la figura 5.3. La biodiversidad planificada tiene una función directa, como lo señala la flecha que conecta a la caja de biodiversidad planificada y la caja de la función del agroecosistema. La biodiversidad asociada también tiene una función, pero está mediada por la biodiversidad planificada, que también exhibe una función indirecta. Por ejemplo, en un sistema agroforestal los árboles crean sombra, y posibilitan que sólo crezcan cultivos tolerantes a la sombra. Por tanto, la función directa de los árboles es crear sombra. Pero asociadas a los árboles existen pequeñas avispas que buscan el néctar en las flores de los árboles. Estas avispas son parasitoides naturales de plagas que normalmente atacan a los cultivos. Las avispas son parte de la biodiversidad asociada. Así los árboles crean sombra (función directa) y atraen avispas (función indirecta) (Vandermeer y Perfecto, 1995).

Resulta clave identificar el tipo de biodiversidad que se desea mantener o incrementar de manera que puedan llevarse a cabo las funciones (o servicios) ecológicas y determinar cuáles son las mejores prácticas de manejo para incrementar la biodiversidad deseada. Como se observa en la figura 5.4, existen muchas prácticas agrícolas que tienen el potencial de incrementar la biodiversidad funcional y otras de inhibirla o reducirla. Lo importante es utilizar las prácticas que incrementen la biodiversidad y que ésta a su vez tenga la capacidad de subsidiar la sostenibilidad del agroecosistema al proveer servicios ecológicos como el control biológico, el reciclaje de nutrientes, la conservación de suelo y agua, etc.

Patrones de biodiversidad de insectos en agroecosistemas

La diversidad de artrópodos se correlaciona con la diversidad vegetal en agroecosistemas. En general, una mayor diversidad de plantas implica una mayor diversidad de herbívoros, y esto a su vez determina una mayor diversidad de depredadores y parásitos, lo que resulta en cadenas tróficas complejas. Una biodiversidad total mayor puede asegurar la optimización de procesos ecológicos claves y el funcionamiento de los agroecosistemas (Altieri y Nicholls, 2004).

Existen varias hipótesis que apoyan la idea de que los sistemas diversificados estimulan una mayor biodiversidad de artrópodos (Altieri y Letourneau, 1982):

Hipótesis de la heterogeneidad de hábitat

Los sistemas de cultivos complejos albergan más especies que los hábitats agrícolas simplificados. Los sistemas con asociaciones heterogéneas de plantas poseen más biomasa, recursos alimenticios y persistencia temporal; por tanto, poseen más especies de insectos asociadas que los sistemas de monocultivo. Aparentemente, la diversidad de especies y la diversidad estructural de plantas son importantes para determinar la diversidad de insectos.

Hipótesis de la depredación

La abundancia incrementada de depredadores y parasitoides en asociaciones diversas de plantas reduce la densidad de presas/hospederos (Root, 1973), por eso, la

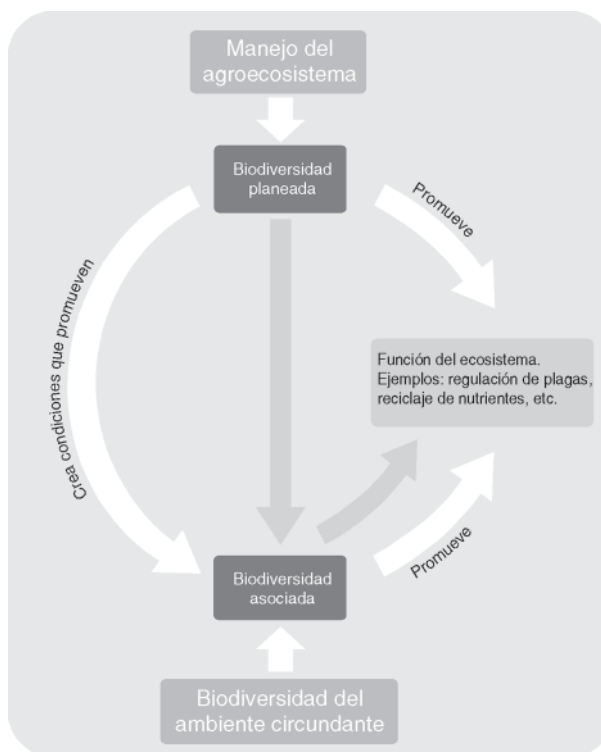


Figura 5.3 La relación entre los diferentes tipos de biodiversidad y el funcionamiento de agroecosistemas

Fuente: (Vandermeer y Perfecto, 1995)

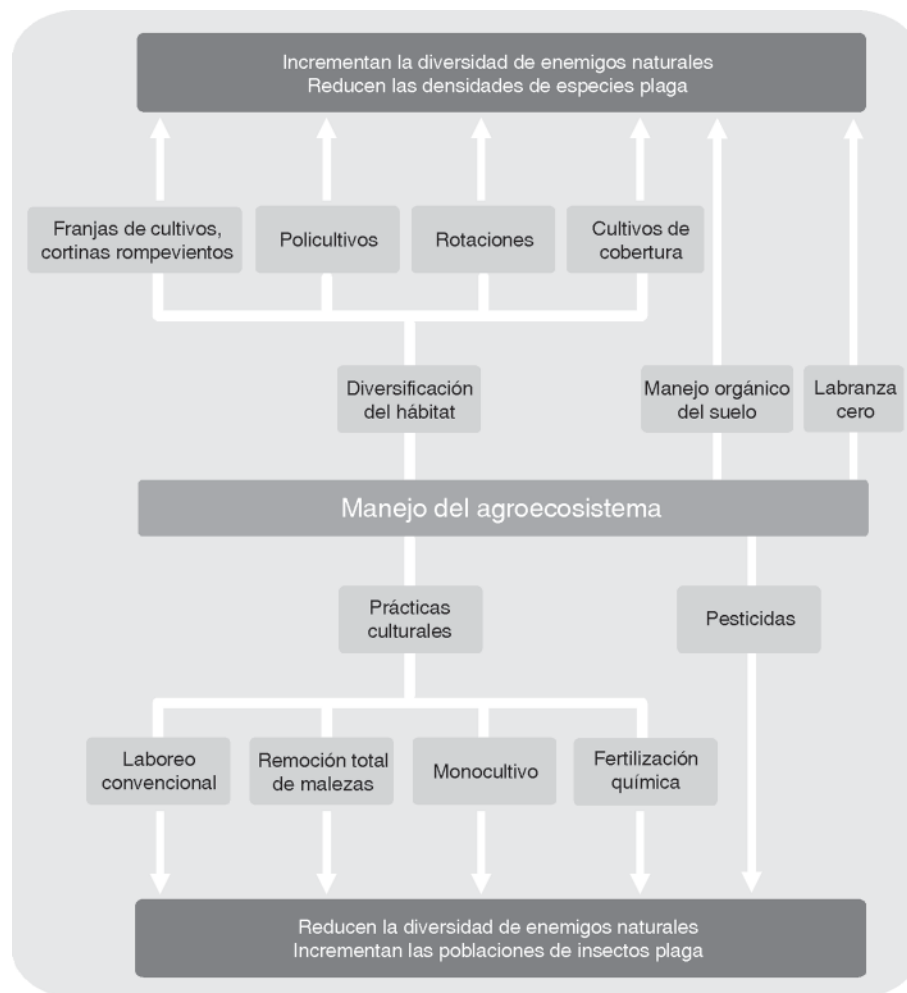


Figura 5.4 Efectos de las prácticas agrícolas y el manejo del agroecosistema en las poblaciones de insectos plaga y enemigos naturales

competencia entre herbívoros se reduce, lo que a su vez permite la adición de nuevas especies de herbívoros que soportan a más especies de enemigos naturales.

Hipótesis de la productividad

Habitualmente los policultivos son más productivos que los monocultivos (Francis, 1986 y Vandermeer, 1989). Esta productividad incrementada resulta en una mayor biodiversidad de insectos, dada la mayor abundancia de recursos alimenticios.

Hipótesis de la estabilidad

Según esta hipótesis, la productividad en policultivos es más estable y predecible que en monocultivos. Esta mayor productividad, aunada a la heterogeneidad de agroecosistemas complejos, permite a los insectos dividir el ambiente temporal y espacialmente, de modo que coexistan más especies de insectos.

Varios factores ambientales influyen la diversidad, abundancia y actividad de parasitoides y depredadores en los agroecosistemas: condiciones microclimáticas, disponibilidad de alimentos (agua, polen, presas, etc.), recursos del hábitat (sitios de reproducción, refugio, etc.), competencia interespecífica y presencia de otros organismos (hiperparásitos, depredadores, etc.). Los efectos de cada uno de estos factores varían de acuerdo con el arreglo espacio-temporal de cultivos y con la intensidad de manejo, ya que estos atributos afectan la heterogeneidad ambiental de los agroecosistemas (Van den Bosch y Telford, 1964).

Aunque los enemigos naturales varían ampliamente en su respuesta a la distribución, densidad y dispersión de cultivos, la evidencia señala que ciertos atributos estructurales del agroecosistema (diversidad vegetal, niveles de insumos, etc.) influyen de forma marcada en la dinámica y la diversidad de depredadores y parasitoides. La mayoría de estos atributos se relacionan con la biodiversidad y están sujetos al manejo (por ejemplo, asociaciones y rotaciones de cultivos, presencia de malezas en floración, diversidad genética, etc.) (Rabb *et al.*; 1976, Altieri, 1994) (véase tabla 5.11).

Tabla 5.11 Formas de incrementar la biodiversidad de enemigos naturales y su efectividad en agroecosistemas

La biodiversidad de enemigos naturales y su efectividad se incrementa en los agroecosistemas de las siguientes maneras:

- Mediante introducciones múltiples de enemigos naturales por medio de enfoques aumentativos de control biológico.
- Reducción de la mortalidad de los enemigos naturales al eliminar plaguicidas.
- Proporcionar recursos alimenticios como polen, néctar, presas/hospederos.
- Incremento de la diversidad vegetal dentro y alrededor del cultivo.
- Manipulación de los atributos arquitectónicos, genéticos y químicos de las plantas, como el uso de kairomonas (químicos del comportamiento) que estimulan la capacidad de búsqueda y la retención de los enemigos naturales en el campo.

Biodiversidad vegetal y estabilidad de poblaciones de insectos en agroecosistemas

Desde 1970 la literatura provee cientos de ejemplos de experimentos donde se documenta que la diversificación de cultivos conlleva la reducción de poblaciones de herbívoros plaga (Andow, 1991, Altieri, 1994). La mayoría de los experimentos donde se mezcla el cultivo principal con otras plantas no hospederas poseen menores poblaciones de herbívoros especializados que los monocultivos (Root, 1973; Cromartie, 1981; Risch *et al.*, 1983) (véase tabla 5.12). En monocultivos los herbívoros

exhiben mayor colonización, reproducción más alta, mayor tiempo de permanencia en el cultivo, menor disrupción en encontrar el cultivo y menor mortalidad debida a enemigos naturales (véase figura 5.5).

Tabla 5.12 Diversificación de cultivos y control biológico

Diversificación de cultivos y control biológico	
Los monocultivos son ambientes en los que resulta difícil inducir un control biológico eficiente, porque estos sistemas no poseen los recursos adecuados para la actuación efectiva de los enemigos naturales y por las prácticas culturales perturbantes, a menudo utilizadas en tales sistemas.	Los sistemas de cultivo diversificados proveen ciertas condiciones y recursos específicos para los enemigos naturales, provistos por la diversidad de plantas y por el hecho de no estar alterados por pesticidas.

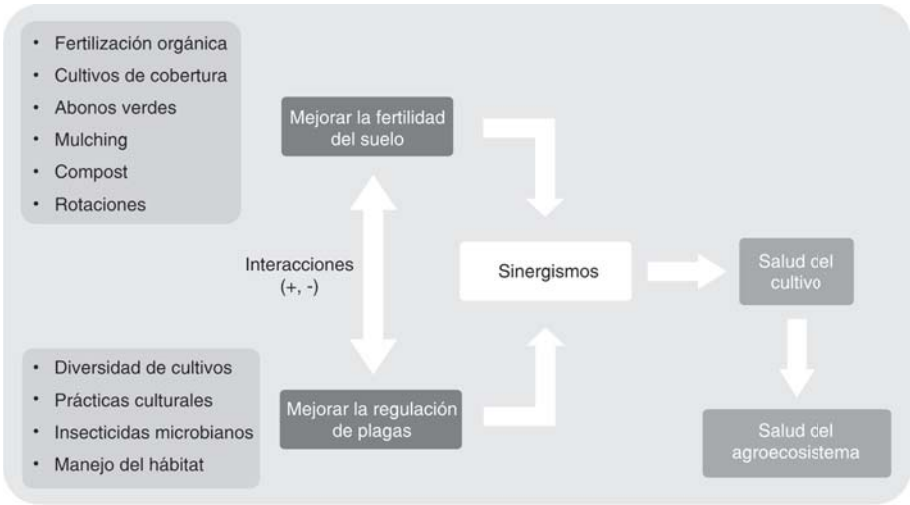


Figura 5.5 Esquema del ensablaje de la biodiversidad funcional a un agroecosistema

Las chinches del género *Lygus* (Hemiptera: Miridae) son una plaga clave del algodón en el valle de San Joaquín de California. Un hábitat principal de las chinches son los campos de alfalfa, los cuales a menudo se intercalan con los campos de algodón. Cuando se cosecha la alfalfa las chinches abandonan el campo en grandes números para infestar los campos de algodón. Al cortar en bandas el campo de alfalfa, el número de chinches que emigra al algodón se disminuye (Stern *et al.*, 1967). Una variación de este enfoque consiste en sembrar bandas de alfalfa cada ciento veinte metros entre los campos de algodón y entonces se cosecha sólo la mitad de la banda



Figura 5.6 Franjas de alfalfa como cultivo trampa en algodón

de alfalfa en un momento determinado. Stern (1969) demostró que las chinches *Lygus* se concentran en esas bandas y con eso virtualmente se obvió la necesidad de insecticidas. Más aún, depredadores y parasitoides benéficos abundaron en esas bandas y como se movían hacia y desde el algodón adyacente, esto resultó en un beneficio adicional (véase figura 5.6).

Una gran proporción (>70%) de los escarabajos de las papas *Leptinotarsa decemlineata* (Coleoptera:

Scarabaeidae) pasan el invierno en hábitats no cultivados adyacentes a campos de papa. El movimiento de los escarabajos a partir de esos sitios de hibernación para colonizar campos de papa puede inhibirse con el uso de trincheras forradas en plástico en el perímetro del campo, o se tratan los seis metros exteriores del campo con un insecticida que mate a los escarabajos que llegan a colonizar. Las plantas del perímetro actúan de manera efectiva como cultivos trampa o como barreras. Está demostrado que la trinchera forrada en plástico tiene una efectividad de 84% en el control de estos escarabajos, mientras en los campos tratados con el insecticida imidacloprid, recientemente registrado, el control de los escarabajos fue de 100%. Como la población colonizadora se reduce a densidades bajas, entonces se usan insecticidas basados en *Bacillus thuringiensis tenebrionis* para manejar las larvas que se alimentan en el interior del campo.

Existen dos hipótesis que explican la menor abundancia de herbívoros en policultivos: la de la concentración de recursos y la de los enemigos naturales (Smith y Sorely, 2000). Ambas hipótesis explican que pueden existir diferentes mecanismos que actúan en agroecosistemas distintos y tienden a sugerir los tipos de ensamblajes vegetales que poseen efectos reguladores y los que no, y bajo cuáles circunstancias agroecológicas y qué tipo de manejo (Root, 1973). De acuerdo con estas hipótesis, una menor densidad de herbívoros puede resultar de una mayor depredación y parasitismo, o alternativamente el resultado de una menor colonización y reproducción de plagas ya sea por repelencia química, camuflaje o inhibición de alimentación por parte de plantas no-hospederas, prevención de inmigración u otros factores (Andow, 1991).

Algunos factores les permiten a los policultivos limitar el ataque de plagas. El cultivo puede protegerse de las plagas mediante la presencia física de otro cultivo más alto que actúa como barrera o camuflaje. La asociación de repollo con tomate reduce las poblaciones de polilla del repollo, mientras que las mezclas de maíz, fríjol

y calabaza tienen el mismo efecto sobre crisomélidos. El olor de algunas plantas también afecta la capacidad de búsqueda de ciertas plagas. Los bordes de pasto repelen a cicadélidos del frijol y los estímulos químicos de la cebolla no permiten a ciertas especies de moscas encontrar zanahorias en un policultivo (Altieri, 1994).

Igualmente, cultivos de repollo y brócoli sufren menos daño por áfidos y crisomélidos cuando se intercalan con crucíferas silvestres que actúan como atrayentes de estas plagas (véase figura 5.7).



Figura 5.7 Repollo intercalado con crucíferas

Fuente: (Landis *et al.*, 2000).

Un experimento bien replicado, donde se controló la diversidad vegetal en sistemas de praderas, encontró que la productividad del ecosistema aumentó y que los nutrientes se utilizaron más eficientemente y la productividad fue mayor; en la medida en que se incrementaba el número de especies de plantas en la pradera (Tilman *et al.*, 1996). Este mismo patrón ocurre en agroecosistemas donde la regulación de insectos plaga se acrecienta con el aumento de especies de plantas. La evidencia demuestra que en la medida que se incrementa la diversidad vegetal, la reducción de plagas alcanza un nivel óptimo, lo que resulta en rendimientos más estables. Aparentemente, mientras más diverso es el agroecosistema y mientras menos disturbada es la diversidad, los nexos tróficos aumentan desarrollándose sinergismos que promueven la estabilidad poblacional insectil. Sin embargo, es claro que dicha estabilidad depende además de la diversidad trófica de la respuesta dependiente de la densidad que tengan los niveles tróficos más altos (Southwood y Way, 1970). En otras palabras, la estabilidad depende de la precisión de la respuesta de cada nivel trófico al incremento poblacional en un nivel inferior. La diversidad selectiva resulta clave para alcanzar regulación biótica y su función en el agroecosistema y no una colección de especies al azar (Dempster y Coaker, 1974).

Aparentemente las características funcionales de las especies que componen el sistema son tan importantes como el número total de especies. Los papeles funcionales representados por las especies de plantas son claves para determinar procesos y servicios en agroecosistemas. Esto tiene implicaciones prácticas para el manejo del hábitat. Si es más fácil emular un proceso ecológico específico que duplicar la complejidad de la naturaleza, entonces debieran realizarse esfuerzos para incorporar un componente específico de la biodiversidad vegetal que juegue un rol especial (por ejemplo que fija nitrógeno o que sus flores atraen parasitoides). Según

las condiciones del agricultor, todo lo que se necesita podría ser una rotación o la adición de un cultivo asociado. En el caso de agricultores con pocos recursos que no pueden tomar muchos riesgos, la adopción de policultivos de alta diversidad probablemente sea la mejor opción.

Desde un punto de vista práctico, resulta más fácil diseñar estrategias de manejo de insectos en policultivos si se utiliza la hipótesis de los enemigos naturales que la de la concentración de recursos. Esto se debe a que aún no se identifican bien las situaciones ecológicas o los rasgos en el sistema de vida que hacen a ciertas plagas más o menos sensitivas a la manera como se organizan los cultivos en el campo (Kareiva, 1986). Los monocultivos son ambientes difíciles para inducir una operación eficiente de enemigos naturales porque carecen de recursos adecuados para el desempeño óptimo de depredadores y parasitoides, además en general se usan prácticas que afectan negativamente al control biológico. Los policultivos, al contrario, poseen condiciones intrínsecas (por ejemplo, diversidad de alimentos y refugios, y en general no se asperjan con plaguicidas) que favorecen a los enemigos naturales. En estos sistemas la elección de una planta alta o baja, una en floración, una de maduración prematura o una leguminosa puede magnificar o disminuir los efectos de las mezclas de cultivos sobre las plagas (Vandermeer, 1989). De esta forma, si se reemplaza o adiciona una diversidad correcta de plantas, se ejercen cambios en la diversidad del hábitat que, a su vez, mejoran la abundancia y efectividad de enemigos naturales (véase tabla 5.13).

Tabla 5.13 Características de hábitats que se pueden promover en monocultivos para lograr la instalación de enemigos naturales

<i>Al fomentar la diversidad vegetal en los monocultivos se ejercen cambios en la diversidad del hábitat que favorecen la abundancia de los enemigos naturales y su efectividad al proveer:</i>			
Huéspedes o presas alternativas en momentos de escasez de la plaga.	Alimentos como polen y néctar para los parasitoides y depredadores adultos.	Refugios para la invernación y nidificación de enemigos naturales.	Mantenimiento de poblaciones aceptables de la plaga por periodos extendidos como manera de asegurar la supervivencia continua de los insectos benéficos.
El resultado de la estrategia de diversificación que se utiliza depende de las especies de herbívoros y sus enemigos naturales asociados			

Estructura del paisaje agrícola y biodiversidad de insctos

Una tendencia desafortunada que acompaña a la expansión de los monocultivos es que ésta ocurre a expensas de la vegetación natural circundante que sirve para mantener la biodiversidad en cuanto al paisaje. Una consecuencia de esta tendencia es

que la cantidad total de hábitats disponibles para insectos benéficos está decreciendo a tasas alarmantes. En la medida que se homogeniza el paisaje y aumenta la perturbación en el ambiente, éste se torna cada vez más desfavorable para los enemigos naturales. Las implicaciones de la pérdida de hábitats para el control biológico de plagas pueden ser serias dadas evidencias que demuestran un incremento de plagas en los paisajes agrícolas homogéneos (Altieri y Letourneau, 1982). Datos recientes evidencian un incremento de enemigos naturales, así como control biológico más efectivo en áreas donde permanece la vegetación natural en los bordes de los campos (Barbosa, 1998). Estos hábitats son importantes como sitios de refugio y proveen recursos alimenticios para enemigos naturales en épocas de escasez de plagas en el campo (Landis *et al.*, 2000).

Las cortinas rompevientos, bordes, linderos y otras estructuras del paisaje han recibido mucha atención en Europa en relación con sus efectos sobre la distribución y abundancia de artrópodos en campos adyacentes (Fry, 1995). Existe amplia aceptación sobre la importancia de la vegetación en los márgenes de los campos como reservorios de enemigos naturales de plagas (Van Emden, 1965). Muchos estudios demuestran movimientos de artrópodos benéficos desde los márgenes hacia el cultivo y se observa un mayor nivel de control biológico en las hileras de cultivos cerca de las márgenes que en el centro de los campos (Pickett y Bugg, 1998; Thies y Tscharnkte, 1999).

En muchos casos, las malezas y otro tipo de vegetación alrededor de los campos albergan presas/hospederos para los enemigos naturales, así proporcionan recursos estacionales y cubren las brechas en los ciclos de vida de los insectos entomófagos y de las plagas (Altieri y Whitcomb, 1979). Diversas investigaciones en el norte de California demuestran que existe un movimiento considerable de insectos entomófagos desde los bosques riparios hacia los huertos de manzanos adyacentes, y los huertos orgánicos muestran mayor colonización que los huertos asperjados con insecticidas (Altieri y Schmidt, 1986). Varias especies de depredadores y parasitoides colectados en los márgenes del bosque se capturaron en la interfase huerto-bosque y más tarde se colectaron dentro de los bosques, esto sugiere que la organización de la fauna benéfica de los huertos está condicionada por el tipo de vegetación natural circundante.

En zonas templadas los investigadores han intentado incrementar los depredadores mediante franjas de pastos o flores y bordes vegetales. En Inglaterra, cuando se utilizan estas estrategias de diversificación vegetal (en especial franjas de pastos) y se elimina el uso de plaguicidas en cereales, los depredadores carábidos colonizan los campos y proliferan, y se controlan las poblaciones de áfidos que tienden a ser más numerosos en los centros de los campos (Wratten, 1988). El costo de establecer un “banco” de coleópteros de cuatrocientos metros en veinte hectáreas es de aproximadamente US\$200, el mismo incluye aradura, semilla de pasto y pérdida de área para el cultivo principal. Una sola aplicación de insecticidas contra áfidos cuesta US\$750, más el costo de la pérdida de rendimientos por el ataque de pulgones.

Pese a estas observaciones, existen pocos esfuerzos en el mundo para diversificar agroecosistemas modernos respecto al paisaje con márgenes naturales, compuestos por especies en floración que actúan como plantas insectarias. Experiencias de este tipo llenarían una brecha en la información de cómo los cambios en el diseño físico y



Figura 5.8 Mapa hipotético de diseño de un sistema basado en huertos frutales diversificados

en la biodiversidad en agroecosistemas afectaría la distribución y abundancia de una comunidad compleja de insectos plaga y enemigos naturales asociados. Por ejemplo, la figura 5.8 muestra un mapa hipotético de diseño de un sistema que se basa en huertos frutales de alta densidad, en él se incluyen cercos vivos, praderas adyacentes y cultivos de cobertura con el objeto de incrementar recursos alimenticios y de hábitats para enemigos naturales que al estar presentes en el sistema desde temprano en la estación previenen explosiones de plagas en manzanos, perales y cerezos.

Determinar que la dispersión de insectos funciona como respuesta a la diversidad vegetal en el paisaje y si acaso las franjas o bordes de vegetación sirven como corredores para el movimiento de enemigos naturales en campos adyacentes tiene implicaciones mayores en el diseño de estrategias MIP (Manejo Integrado de Plagas) en cuanto al paisaje. Se espera que estos corredores sirvan como canales para la dispersión de depredadores y parasitoides en agroecosistemas. Dada la alta relación perímetro-área de los corredores, la interacción con campos adyacentes es substancial, pues provee protección a los cultivos dentro de un área de influencia, la cual determina la distancia que se mueven los depredadores desde los corredores hacia cierto rango del campo. Al documentar estos efectos se puede determinar el largo,

ancho, distancia y frecuencia a la que los corredores deben colocarse en los campos para mantener un nivel óptimo de entomofauna benéfica, así se evita la necesidad del uso de plaguicidas. Un sistema de corredores y márgenes en agroecosistemas también puede tener efectos importantes en el aspecto ecológico como interrupción de la dispersión de propágulos de patógenos y semillas de malezas, barreras al movimiento de insectos dispersados por el viento, decremento del acarreo de sedimentos y pérdida de nutrientes, producción de biomasa incorporable al suelo y modificación de la velocidad del viento y microclima local. Lo más importante es que el diseño de corredores puede convertirse en una estrategia importante para la reintroducción de biodiversidad en monocultivos de gran escala, esto facilita la reestructuración de agroecosistemas para su conversión a un manejo agroecológico en cuanto a cuenca o paisaje.

¿Qué se necesita para establecer una estrategia efectiva de manejo de hábitat?

No existe una receta universal para un manejo efectivo del hábitat. Es necesario un conocimiento profundo de la plaga y los enemigos naturales, así como de las acciones que deben tomarse con el fin de proveer el hábitat y los recursos alimenticios para los enemigos naturales.

El primer paso en el diseño de fincas amigables a los enemigos naturales consiste en recolectar información sobre los tipos de enemigos naturales que se desean conservar, una vez se tenga esto, es importante considerar los siguientes puntos:

- ¿Dónde invernan los enemigos naturales? En Inglaterra, un grupo de investigadores descubrió que los depredadores más importantes de áfidos en trigo hibernaban en pastizales cercanos a los campos de cultivo. Los depredadores migraban a los campos en la primavera, pero llegaban demasiado tarde para controlar los áfidos en el centro de los campos. Por tanto, al plantar una franja de pastos en el centro del campo, los depredadores incrementaron su número, entraron al campo y los daños de áfidos se controlaron.

- ¿Qué recursos alimenticios alternativos necesitan los enemigos naturales? ¿Tales recursos están cerca y disponibles durante todo el tiempo? Después de emerger de la hibernación, las mariquitas (Coleoptera: Coccinellidae), por ejemplo, se alimentan de polen durante varias semanas antes de moverse a los campos de alfalfa o trigo para alimentarse de áfidos. Muchos parasitoides requieren también polen rico en proteínas para desarrollar nueva progenie. El azúcar (carbohidratos) es necesaria para muchos parasitoides, y la obtienen con frecuencia del néctar de plantas en floración o de la mielecilla que producen los áfidos. Tener gran diversidad de plantas dentro y alrededor de los campos de cultivo ha mostrado ser una buena estrategia para mejorar el control biológico. Flores de las familias Umbelliferae, Compositae y Leguminosae que exhiben polen expuesto han demostrado ser universalmente útiles como fuente de alimento para enemigos naturales (véase tabla 5.14). La tabla 5.15 presenta una lista de plantas e indica su periodo de floración, con el objeto de proveer a viticultores de Chile opciones de especies que se siembran en los bordes del campo o como corredores para

Tabla 5.14 Plantas que poseen flores atractivas a insectos benéficos

Umbelliferae	
Hinojo de prado	<i>Carum carvi</i>
Cilantro	<i>Coriandrum sativum</i>
Eneldo	<i>Anethum graveolens</i>
Hinojo	<i>Foeniculum vulgare</i>
Apio cimarrón	<i>Ammi majus</i>
Zanahoria silvestre	<i>Daucus carota</i>
Visnaga	<i>Ammi visnaga</i>
Apio de campo	<i>Pastinaca sativa</i>
Compositae	
Gaillardia	<i>Gaillardia</i> spp.
Equinácea	<i>Echinacea</i> spp.
Verbena	<i>Coreropsis</i> spp.
Cosmos	<i>Cosmos</i> spp.
Botón dorado	<i>Solidago</i> spp.
Girasol	<i>Helianthus</i> spp.
Crisantemo	<i>Tanacetum vulgare</i>
Menta	<i>Achillea</i> spp.
Leguminosae	
Alfalfa	<i>Medicago sativa</i>
Haba verde	<i>Vicia</i> spp.
Haba	<i>Vicia fava</i>
Haba vellosa	<i>Vicia villosa</i>
Trébol dulce	<i>Melilotus</i> spp.
Brassicaceae (crucíferas)	
Cesto de oro	<i>Aurinium saxatilis</i>
Aliso	<i>Berteroa incana</i>
Mostaza	<i>Brassica</i> spp.
Lobularia	<i>Lobularia maritime</i>
Hongo negro	<i>Barbarea vulgaris</i>
Mostaza silvestre	<i>Brassica kaber</i>
Otras especies	
Trigo sarraceno	<i>Fagopyrum sagittatum</i>
Ítamo real	<i>Potentilla</i> spp.

proveer de polen y néctar a insectos benéficos durante todo el año.

- ¿Necesitan los enemigos naturales presas u hospederos alternativos? Muchos depredadores y parasitoides requieren de huéspedes alternativos durante su ciclo de vida, como *Lydella thompsoni* (Dipera: Tachinidae), la cual parasita el gusano del maíz *Ostrinia nubilalis*. El parasitoide emerge antes de que las larvas de *O. nubilalis* estén presentes en la primavera y completa su primera generación en otro barreneador del tallo. Prácticas que eliminan los residuos de vegetación donde posiblemente se encuentran estos barreneadores han contribuido a reducir las poblaciones de este parasitoide. Las presas alternativas pueden también ser importantes para incrementar el número de depredadores en el campo antes de que la plaga aparezca en el campo. Los coccinélidos y los antocoridos consumen huevos del gusano del maíz, pero presas alternativas deben estar en el campo antes de la aparición del gusano del maíz con el propósito de mantener altas poblaciones de estos depredadores.

- ¿Qué tipo de refugio necesitan los enemigos naturales durante la estación de crecimiento del cultivo? La actividad de los depredadores del suelo como arañas y carábidos puede limitarse por las altas temperaturas del suelo durante el día. La incorporación de cultivos de cobertura o

cultivos intercalados reduce las temperaturas del suelo y así extiende el periodo de actividad de estos depredadores. Incrementar los residuos de vegetación o diseñar bordes de pastos alrededor de los campos de cultivo resulta benéfico para los depredadores del suelo. De igual manera, algunos parasitoides requieren temperaturas moderadas y humedad relativa alta, por eso, muchos de ellos tienen que dejar los campos en las horas más calientes del día y buscar refugio en las áreas cercanas con sombra. Por ejemplo, la actividad parasítica de la avispa que

Tabla 5.15 Lista potencial de plantas que pueden establecerse en los bordes de frutales y en corredores entre lotes de los varios cultivos

Nombre científico	Nombre común	Altura (cm)	Color de flora	Época de floración
<i>Adesmia arborea</i>	Varilla brava	100-200	Amarillo	Ago.-oct.
<i>Alonsoa meridionalis</i>	Ajicillo	10-25	Rojo ladrillo	Sep.-oct.
<i>Alstroemeria ligtu(haem)</i>	Liuto	50-70	Rosado anaranjado	Oct.-dic.
<i>Anagallis arvensis</i>	Pimpinela rosa	10-35	Rosadas	Oct.-mayo
<i>Azara dentata</i>	Corcolén	200-250	Amarillo	Oct.-dic.
<i>Azara serrata</i>	Corcolén	150-200	Amarillo anaranjado	Sep.-nov.
<i>Baccharis concava</i>	Vautro	50-100	Café ceniciento	Sep.-nov.
<i>Bahia ambrosioides</i>	Manzanilla	100-170	Blancas	Sep.-dic.
<i>Berberis actinacantha</i>	Michay	30-50	Amarillo	Sep.-dic.
<i>Brassica rapa</i>	Yuyo	30-120	Amarillo	Sep.-dic.
<i>Buddleja globosa</i>	Matico	200-300	Amarillo	Nov.-mayo
<i>Calceolaria integrifolia</i>	Capachito	60-120	Amarillo	Sep.-enero
<i>Calceolaria polyfolia</i>	Capachito	12-50	Amarillo	Oct.-feb.
<i>Calceolaria thysiflora</i>	Alguenita	30-80	Amarillo	Sep.-enero
<i>Cichorium intybus</i>	Chicorea	60-130	Celeste	Oct.-mayo
<i>Clarkia tenella</i>	Huasita	10-30	Morada-roja	Sep.-enero
<i>Conanthera bifolia</i>	Flor de la viuda	12-20	Azul-violáceo	Oct.-ene.
<i>Conanthera campanulata</i>	Flor de la viuda	15-25	Azul	Nov.-feb.
<i>Chrysanthemum coronarium</i>	Manzanillón amarillo	50-100	Amarillo	Sep.-feb.
<i>Eccremocarpus scaber</i>	Chupa-chupa	200-300	Rojo-anaranjado	Sep.-enero
<i>Ercilla spicata</i>	Siete huiras	50-100	Blanco-rosado	Jul.-dic.
<i>Escallonia illinita</i>	Barraco, 7ca	200-300	Rojo	Nov.-enero
<i>Escallonia rubra</i>	Ñipa roja	300-500	Rojo	Sep.-marzo
<i>Eschscholzia californica</i>	Dedal de oro	30-50	Amarillo-anaranjado	Sep.-feb.
<i>Fabiana imbricata</i>	Pichi, romero	100-200	Blanco-celeste	Sep.-feb.
<i>Flourensia thurifera</i>	Maravilla del campo	100-160	Amarillo	Sep.-dic.
<i>Ercilla spicata</i>	Siete huiras	50-100	Blanco-rosado	Jul.-dic.
<i>Escallonia illinita</i>	Barraco, 7ca	200-300	Rojo	Nov.-enero
<i>Escallonia rubra</i>	Ñipa roja	300-500	Rojo	Sep.-marzo
<i>Eschscholzia californica</i>	Dedal de oro	30-50	Amarillo-anaranjado	Sep.-feb.
<i>Fabiana imbricata</i>	Pichi, romero	100-200	Blanco-celeste	Sep.-feb.
<i>Flourensia thurifera</i>	Maravilla del campo	100-160	Amarillo	Sep.-dic.
<i>Foeniculum vulgare</i>	Hinojo	90-200	Amarillo	Nov.-marzo
<i>Fucsia magellánica</i>	Chilco	100-300	Rojo	Abr.-marzo
<i>Geranium berterianum</i>	Core-core	60-80	Violeta-rosa	Oct.-enero
<i>Glandularia sulphurea</i>	Verbena	20-40	Amarillo-roja	Sep.-dic.
<i>Haplopappus integerrinus</i>	Acerosa	20-30	Amarillo	Nov.-marz.
<i>Helenium aromaticum</i>	Manzanilla	30-50	Blancas	Sep.-dic.
<i>Lathyrus hookeri</i>	Clarincillos	100-200	Rosácea-mora	Sep.-dic.
<i>Leucheria floribunda</i>		100-150	Blanco-rosáceo	Dic.-marz.
<i>Leucheria roseta</i>		30-100	Blanco-rosáceo	Oct.-abril
<i>Leucheria tenuis</i>		5-40	Blanco	Sep.-feb.
<i>Leucheria hieralioides</i>		50-100	Azul	Oct.-marzo
<i>Leucheria gayana</i>		20-50	Azul	Oct.-feb.
<i>Leucheria glandulosa</i>		10-40	Púrpura	Sep.-feb.
<i>Leucheria tormentosa</i>		10-30	Blanco-rosáceo	Jul.-dic.
<i>Leucocorine ixioides</i>	Huillis	15-35	Blanco-violáceo	Sep.-nov.
<i>Leucocorine alliacea</i>	Huillis	10-25	Verde-amarillento	Sep.-nov.
<i>Linum aquilinum</i>	Ñancolahuén	30-40	Amarillo	Sep.-feb.
<i>Moschardia pinnatifida</i>	Almizcle	60-100	Blanco-rosáceo	Sep.-oct.
<i>Mutisia subulata</i>	Flor de granada	30-50	Rojo	Dic.-abril

Tabla 5.15 (continuación)

<i>Oenothera stricta</i>	Flor de san José	15-40	Amarillo	Sep.-feb.
<i>Olsynium junceum</i>	Huilmo rosado	20-50	Rosado	Sep.-enero
<i>Oziroë biflora</i>	Cebolleta	20-50	Blanco	Sep.-nov.
<i>Pasithea coerúlea</i>	Azulillo	20-50	Azul	Sep.-dic.
<i>Quinchamalium chilense</i>	Quinchamalí	20-40	Amarillo	Oct.-marzo
<i>Raphanus sativus</i>	Rábano	30-100	Violeta	Oct.-enero
<i>Retanilla ephedra</i>	Camán	100-150	Blanco-rosáceo	Octubre
<i>Scyphantus elegans</i>	Monjita	50-100	Amarillo	Sep.-feb.
<i>Senecio adenotrichus</i>	Senecio	50-80	Amarillo	Sep.-feb.
<i>Sisyrinchium cuspidata</i>	Huilmos	20-50	Amarillo	Oct.-nov.
<i>Sisyrinchium jiluncum</i>	Huilmos	9-50	Rosado	Ago.-oct.
<i>Solanum ligustrinum</i>	Natri	100-200	Azules	Anual
<i>Sophora macrocarpa</i>	Mayu	100-300	Amarillas	Mayo-dic.
<i>Tanacetum parthenium</i>	Piretro de jardín	80-150	Blancas	Sep.-enero
<i>Teucrium bicolor</i>	Oreganillo	50-200	Blanco-rosácea	Sep.-mayo
<i>Trevoa quinquinervia</i>	Tralhuén	100-300	Marfil	Sep.-nov.
<i>Trichopetalum plumosum</i>	Plumilla	20-30	Blancas	Sep.-nov.
<i>Viguiera revoluta</i>	Viguiera	80-150	Amarillas	Sep.-feb.
<i>Viviana marifolia</i>	Té de burro	30-50	Rosa intenso	Oct.-enero

Compilación: Jaime Rodríguez, 2003

ataca el barreneador del maíz fue mayor en los campos rodeados por vegetación arbustiva que proveían sombra y reducían las temperaturas, además contenían plantas en floración que proveían néctar y polen o sustancias azucaradas a las avispas (véase tabla 5.16).

Una vez se recoge la información necesaria, los agricultores pueden decidir cómo diseñar una estrategia de manejo del hábitat, con base en los siguientes puntos:

- Selección de las especies de plantas más apropiadas.
- Arreglos espaciales y temporales de tales plantas, dentro o alrededor de los campos.

Tabla 5.16 Información clave para el diseño de un plan de manejo del hábitat

1. Ecología de la plaga y los insectos benéficos
 - ¿Cuáles son las plagas más importantes que requieren manejo?
 - ¿Cuáles son los depredadores y parasitoides más importantes de la plaga?
 - ¿Cuáles son los recursos alimenticios primarios, el hábitat y otros requerimientos específicos de las plagas y los enemigos naturales? ¿Desde dónde se inicia la infestación de la plaga? ¿Cómo la plaga es atraída al cultivo, y cómo se desarrolla en el cultivo? ¿De dónde vienen los enemigos naturales, cómo son atraídos al cultivo? ¿Cómo y cuándo se desarrollan en el cultivo?
2. Tiempo
 - ¿Cuándo aparecen por primera vez las poblaciones de la plaga y cuándo estas poblaciones se convierten dañinas económicamente?
 - ¿Cuándo están presentes los recursos (néctar, polen, huéspedes y presas alternativas) para los enemigos naturales? ¿Por cuánto tiempo están presentes los recursos?
 - ¿Qué plantas nativas anuales o perennes pueden proveer estas necesidades de hábitat?

- Escala espacial sobre la cual opera el mejoramiento del hábitat, cuáles efectos se esperan en el campo o en el paisaje.
- Los aspectos del comportamiento del depredador/parasitoide que están influenciados por la manipulación del hábitat.
- Conflictos potenciales que pueden emerger cuando se adicionan nuevas plantas al agroecosistema (por ejemplo, en California, plantas de *rubus* alrededor de los viñedos incrementan el parasitismo del cicadélido de la uva, pero también pueden incrementar la abundancia de otro cicadélido (*sharpshooter*) que es el vector de Pierce's disease.
- Desarrollar formas para que al adicionar plantas no se causen problemas con otras prácticas agronómicas, y seleccionar plantas que preferencialmente tengan efectos múltiples como: mientras mejoran la regulación de plagas aumentan la fertilidad del suelo, suprimen malezas, etc.
- Los agricultores deben considerar el costo de la preparación del suelo, la siembra y el mantenimiento (irrigación, deshierbe, etc.) para el establecimiento de una vegetación determinada. Idealmente la estrategia usada debe ser simple y barata, además, efectiva en el control de las plagas. Asimismo, deben tener la posibilidad de modificar el sistema, de acuerdo con sus necesidades y los resultados observados (véase tabla 5.17).

Tabla 5.17 Prácticas que incrementan la diversidad en las fincas

-
- Incluir más especies de animales y cultivos.
 - Incorporar animales y mezclas de pastos.
 - Usar rotaciones con leguminosas.
 - Tratar de incorporar cultivos intercalados dentro de cultivos anuales.
 - Usar variedades que tengan resistencia horizontal (tolerancia media a un rango amplio de razas de un mismo patógeno).
 - Usar cultivos de cobertura en huertos frutales y viñedos.
 - Practicar agroforestería (combinar árboles, cultivos y animales en la misma área) mientras sea posible.
 - Dejar hileras de vegetación natural en los bordes de cultivo.
 - Plantar árboles y vegetación nativa como cortinas rompevientos.
 - Proveer corredores para incrementar circulación de enemigos naturales y vida silvestre.
 - Dejar áreas en la finca sin tocar como hábitat para incrementar la biodiversidad animal y vegetal.
-

Estudio de caso: biodiversificación de viñedos en el norte de California

En el norte de California, muchos viñedos están insertados en una matriz de bosques riparios y se han ido transformando en modelos para el estudio de colonización de artrópodos y el intercambio de éstos entre campos agrícolas y áreas no cultivadas. En Hopland, 200 km al norte de San Francisco, California, en una región típica de producción de vino, se realizó un estudio en dos bloques adyacentes de un viñedo Chardonnay. El estudio tomó ventaja de la existencia de un corredor vegetal de 300 m

de largo y 5 m de ancho, compuesto de por lo menos 65 diferentes especies de plantas en floración. Este corredor que se conectó al bosque ripario, atravesaba el viñedo y permitía evaluar si tal faja de vegetación podía incrementar el control biológico de insectos plaga en el viñedo. El principal interés era evaluar si el corredor actuaba como un hábitat que provee recursos alimenticios alternativos consistentes, abundantes y bien distribuidos para una comunidad diversa de depredadores generalistas y parasitoides, y permitía a las poblaciones de estos enemigos naturales desarrollarse en el área de influencia del corredor antes que las poblaciones de plagas invadieran el viñedo. También se pensó que el corredor podría servir como una carretera biológica para la dispersión de predadores y parasitoides desde el bosque y hacia dentro del viñedo, y de este modo proporcionar protección contra los insectos plaga sobre el área de influencia del corredor (Nicholls *et al.*, 2001) (véase figura 5.9).

Como el cultivo también se diversificó con cultivos de cobertura, se evaluó otra hipótesis: la presencia de insectos neutrales, polen y néctar en los cultivos de cobertura proveen un suministro de recursos alimenticios abundante para los enemigos naturales. Así los predadores y parasitoides rompen su dependencia estricta de herbívoros de la uva, lo que permite a los enemigos naturales elevar sus densidades y mantener las poblaciones de plaga a niveles aceptables (Nicholls *et al.*, 2000).

Los dos bloques de viñedos evaluados (bloques A y B de 2,5 ha cada uno) estaban rodeados en la zona norte por bosque ripario, pero el bloque A estaba penetrado y atravesado por el corredor. Ambos bloques estuvieron bajo manejo orgánico los dos años del estudio.

Metodología

Para monitorear la diversidad y abundancia de entomofauna se colocaron trampas pegajosas amarillas y azules en diferentes puntos del viñedo, a distintas distancias desde el corredor (en el bloque A) o la zona de borde sin corredor (bloque B) (hileras 1, 5, 15, 25, 45) de abril a septiembre en 1996 y 1997. Las trampas amarillas se usaron para monitorear el cicadélido de la uva *E. elegantula* (Homoptera: Cicadellidae), el parasitoide de huevos del cicadélido de la uva, *Anagrus epos* (Hymenoptera: Mymaridae) y varias especies de depredadores. Las trampas azules se usaron prin-



Figura 5.9 Ejemplo de corredores biológicos utilizados en el control biológico

principalmente para determinar las poblaciones de thrips y el depredador *Orius* spp. (Hemiptera: Anthocoridae).

En las mismas hileras donde se colocaron las trampas pegajosas, se examinaron hojas de la viña directamente en el campo y se contó el número de ninfas de *E. elegantula*.

La mitad de cada bloque se mantuvo limpia de vegetación durante la primavera y finales del verano (monocultivo). En abril, las otras dos mitades de cada bloque se sembraron hilera por medio con una mezcla de girasol (*Helianthus annuus*) y trigo sarraceno (*Fagopyrum esculentum*) (viñedo con cultivo de cobertura). El trigo sarraceno florecía desde mayo a julio y el girasol desde julio hasta el final de la estación.

De abril a septiembre de 1996 y 1997, la abundancia y diversidad de los adultos del cicadélido de la uva, adultos y ninfas de trips, adultos de *Anagrus*, *Orius* sp. y otros depredadores se monitorearon en los bloques de viñedo con cultivos de cobertura y los viñedos en monocultivo, mediante trampas pegajosas amarillas y azules colocadas en diez hileras seleccionadas al azar en cada bloque. También se determinó el número de ninfas de *E. elegantula* y el parasitismo de huevos (Settle y Wilson, 1990). Los huevos eclosionados se examinaron para determinar la presencia o no de cicatrices de emergencia del huevo que indicaban la emergencia de *A. epos* (Murphy *et al.*, 1996).

Con el propósito de determinar si el corte del cultivo de cobertura forzaba el movimiento de los enemigos naturales desde el cultivo de cobertura a las viñas, se seleccionaron tres hileras diferentes en el bloque B, las cuales se cortaron tres veces cada año. Cada vez que se cortaron, en los sistemas que no se sometieron al corte, ambos años, se colocaron trampas pegajosas amarillas y azules en hileras al azar en sistemas con cultivo de cobertura.

Influencia del corredor en las poblaciones de cicadélido de la uva y los trips

En el bloque A, los adultos del cicadélido de la uva exhibieron, en los dos años, un gradiente de densidad claro y alcanzaron los más bajos niveles poblacionales en las hileras de viñas cerca al corredor y al bosque ripario y se incrementaron sus niveles hacia el centro del campo en hileras progresivamente alejadas de la vegetación adyacente (véase figura 5.10). En el bloque B, la ausencia del corredor resultó en una dispersión uniforme del cicadélido de la uva. Las poblaciones de ninfas se comportaron de forma similar y alcanzaron sus niveles más altos en las hileras del centro en el bloque A en ambos años. Aparentemente, el área de influencia del corredor se extendió de quince a veinte hileras (veinticinco a treinta metros), mientras que el área de influencia del bosque ripario sobre la población de ninfas del cicadélido de la uva alcanzó diez a quince hileras (veinte a veinticinco metros). En el bloque B que carecía de corredor, las ninfas presentaron una distribución homogénea a lo largo de todo el bloque.

Un gradiente poblacional parecido se observó en la distribución de trips. En ambos años las capturas en el bloque A fueron sustancialmente más altas en las hileras

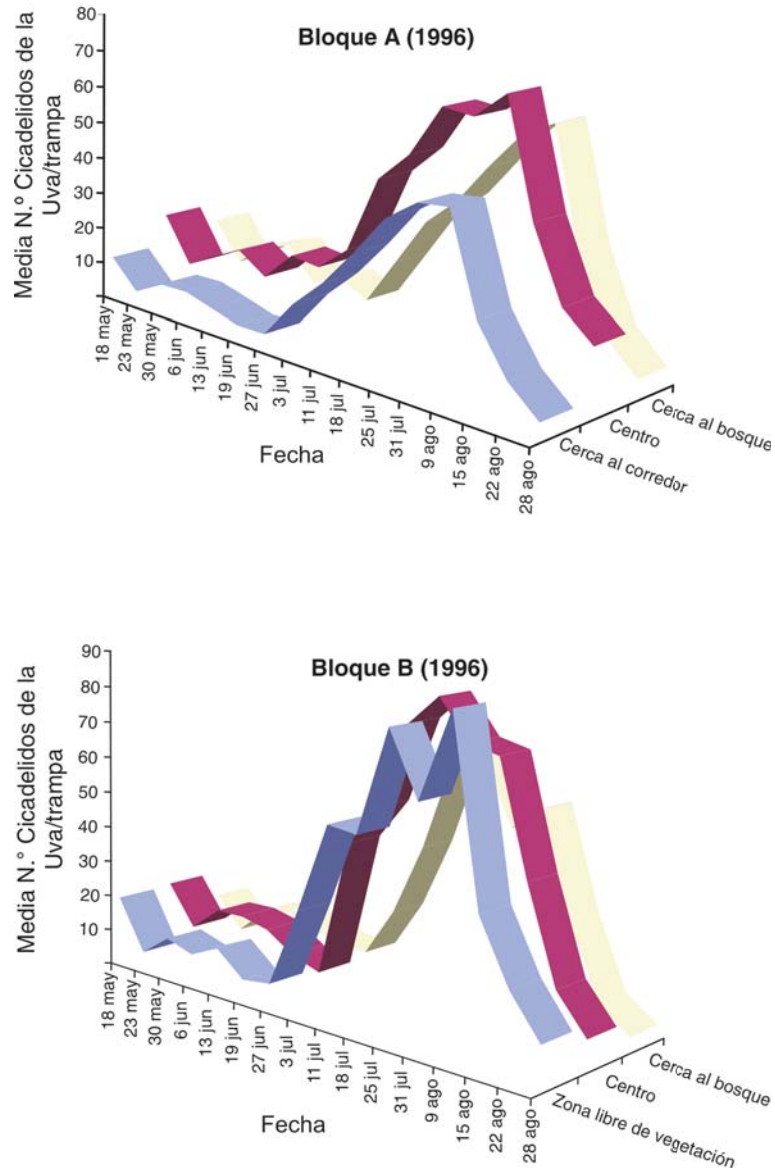


Figura 5.10 Densidades poblacionales (promedios/trampa) de adultos de cicadélido de la uva. *E. elegantula* en ambos bloques del viñedo, con influencia de la presencia del bosque ripario y el corredor (bloque A) y la zona libre de vegetación (bloque B) (Hopland, California, 1996)

centrales que en las hileras adyacentes al bosque; las capturas se dieron particularmente menores en las hileras cerca del corredor. En el bloque B no se presentaron diferencias en las capturas entre las hileras centrales y las hileras cercanas al borde sin vegetación adyacente; sin embargo, las capturas cerca del bosque ripario fueron menores, especialmente durante 1997.

Efectos del corredor sobre los enemigos naturales

La abundancia y distribución espacial de los depredadores generalistas de las familias Coccinellidae, Chrysopidae, Nabidae y Syrphidae en el bloque A tuvo influencia de la presencia del bosque ripario y del corredor, el cual canalizó la dispersión de insectos benéficos dentro del viñedo (véase figura 5.11). Los depredadores estuvieron más homogéneamente distribuidos en el bloque B, donde no se presentaron diferencias en las capturas entre el borde de suelo desnudo y las hileras del centro. Sin embargo, pudo observarse que su abundancia tendía a ser mayor en las hileras cerca al bosque ripario.

El corredor y el bosque ripario afectaron la distribución de *Orius* sp. Así, mientras en el bloque A las poblaciones más altas de *Orius* se presentaron en las viñas cercanas a los bordes (hasta veinte metros), en el bloque B no se presentó un gradiente poblacional aparente (véase tabla 5.18).

Tabla 5.18 Densidad media ($\pm$ ES) de *Orius* sp. (número sobre trampa pegajosa azul)

* observado en las hileras del borde y centro de ambos bloques del viñedo en Hopland, California (1996)

	Junio		Julio		Agosto	
	A	B	A	B	A	B
Cerca del corredor/ borde limpio	1,33 $\pm$ 0,08	1,20 $\pm$ 0,3	3,75 $\pm$ 0,94	2,54 $\pm$ 0,84	1,53 $\pm$ 0,51	1,85 $\pm$ 0,56
Centro del campo	1,16 $\pm$ 0,05	1,36 $\pm$ 0,45	2,11 $\pm$ 0,52	2,96 $\pm$ 0,98	1,20 $\pm$ 0,4	1,70 $\pm$ 0,62
Cerca del bosque	1,90 $\pm$ 0,47	1,40 $\pm$ 0,46	4,52 $\pm$ 1,5	3,01 $\pm$ 0,75	1,42 $\pm$ 0,38	2,03 $\pm$ 0,84

*Promedio de cuatro fechas de muestreo

El parasitoide *Anagrus* colonizó los viñedos desde el corredor y el bosque ripario hacia el área de muestreo, y presentó las densidades más altas desde finales de julio a finales de agosto en los dos años de estudio en las hileras del centro, donde las poblaciones del cicadélido de la uva eran más abundantes (véase figura 5.12). El incremento en las capturas de *A. epos*, especialmente desde finales de junio en adelante, indica que el parasitoide empezó a colonizar el viñedo a principios de junio, semanas después de que los adultos de *E. elegantula* colonizaron los viñedos. La aparición de *A. epos* coincidió con el inicio del periodo de oviposición de los adultos del cicadélido de la uva.

Se observaron altos niveles de parasitismo por medio de las generaciones del cicadélido de la uva en los dos bloques en los dos años (véase tabla 5.19). Los huevos

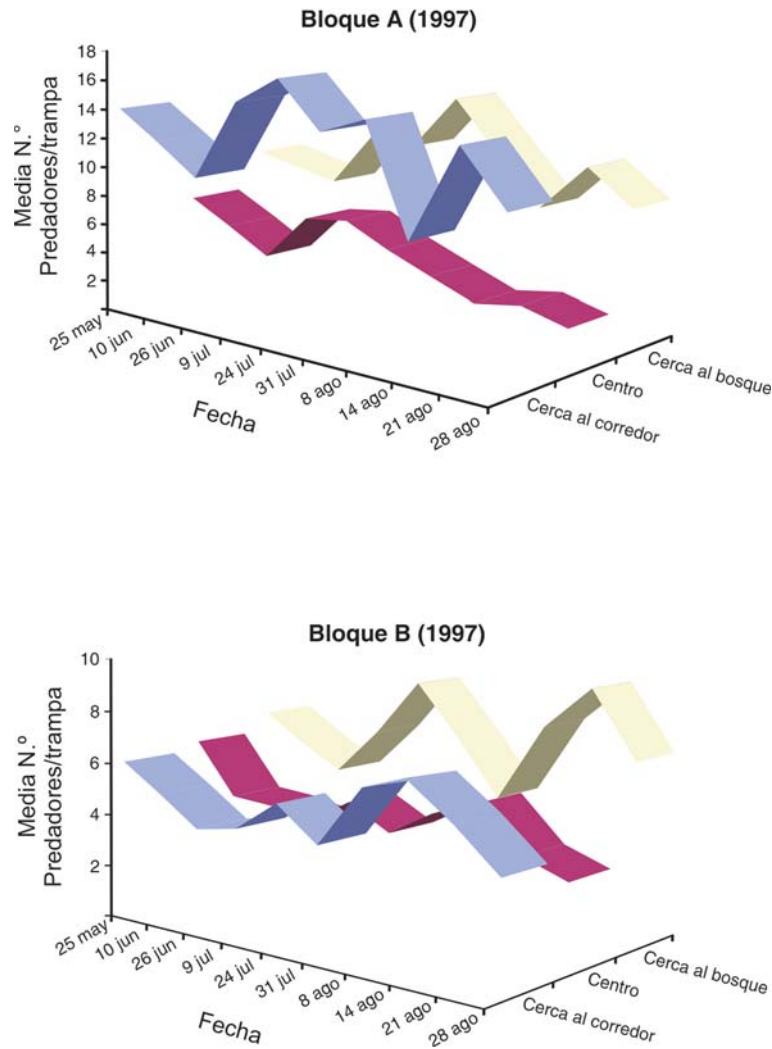


Figura 5.11 Densidad poblacional de predadores (promedio/trampa) en los bloques del viñedo, influenciada por la presencia del bosque ripario y el corredor (bloque A) y la zona libre de vegetación (bloque B) (Hopland, California, 1997)

presentes en las hileras del centro alcanzaron una tasa de parasitismo ligeramente más alta que los huevos localizados en las hileras cercanas al bosque o el corredor. La proporción de huevos parasitados tendió a distribuirse de forma uniforme entre las hileras de ambos bloques. Se asume que la presencia del bosque ripario se asocia con la colonización de *A. epos*, pero esto no resultó en una prevalencia en el

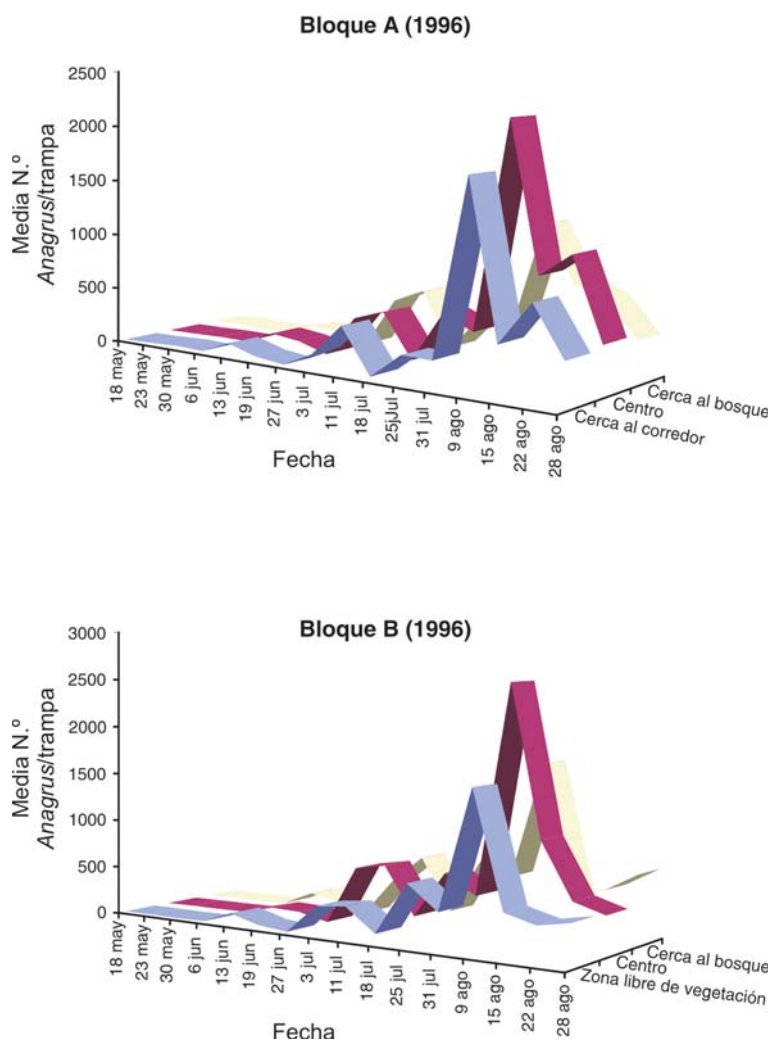


Figura 5.12 Densidad poblacional de *Anagrus* (promedio de adulto/trampa) en los bloques influenciado por la presencia del bosque ripario y el corredor (bloque A) y la zona libre de vegetación (bloque B) (Hopland, California, 1996).

parasitismo de huevos de *E. elegantula* durante la estación en hileras adyacentes a tales hábitats.

Efecto de los cultivos de cobertura de verano sobre cicadélidos

En ambos años, las densidades del cicadélido de la uva fueron menores en las viñas con cultivo de cobertura de verano que en las viñas en monocultivo (véase figura 5.13).

Tabla 5.19 Porcentaje de parasitismo de huevos (media $\pm$ ES) del cicadélido de la uva* por *Anagrus epos* en hileras del borde y el centro de los bloques de viñedo en Hopland, California.

	Bloque A 1996	1997	Bloque B 1996	1997
Cerca del corredor/borde limpio	46 $\pm$ 16	59 $\pm$ 14	62 $\pm$ 21	73 $\pm$ 45
Centro del campo	61 $\pm$ 23	82 $\pm$ 33	75 $\pm$ 32	80 $\pm$ 37
Cerca del bosque	57 $\pm$ 31	77 $\pm$ 27	74 $\pm$ 43	75 $\pm$ 29

* Promedio (%) de 12 fechas de muestreo durante la estación

Cuando se compararon los viñedos con cultivos de cobertura con aquellos en monocultivo se observó que el incremento en la diversidad de plantas resultó también en una disminución del número de ninfas del cicadélido de la uva. Las densidades de ninfas fueron en general menores en secciones de las viñas con cultivos de cobertura en 1996, pero esto se evidenció más en 1997 (véase figura 5.14).

Efectos de los cultivos de cobertura sobre las poblaciones de Anagrus y en las tasas de parasitismo

Durante 1996 las densidades medias de *Anagrus* en las secciones con cultivo de cobertura y en secciones en monocultivo fueron similares, aunque al final de la estación *Anagrus* logró alcanzar niveles significativos en las secciones en monocultivo. De igual forma, durante 1997, un periodo de capturas en particular elevadas, el número de *Anagrus* fue significativamente mayor en las secciones de monocultivo en especial a finales de julio. Es evidente que *A. epos* fue más abundante en el viñedo en monocultivo asociado con las altas densidades del cicadélido hospedero.

Las diferencias en las capturas de *Anagrus* en secciones con cultivos de cobertura y secciones en monocultivo no se reflejaron en las tasas de parasitismo de *E. elegantula*. Tampoco hubo una relación entre la abundancia del cicadélido de la uva y los niveles medidos de parasitismo observados en este estudio. No se presentaron diferencias estadísticas en las tasas de parasitismo entre los tratamientos en los dos años del estudio, aunque en julio de los dos años las tasas de parasitismo se elevaron de forma ligera en las secciones con cultivos de cobertura, pero desde la perspectiva estadística poco significativas.

Efectos del corte de los cultivos de cobertura en la población de cicadélido de la uva y A. epo

Para determinar si el corte influenciaba la abundancia del cicadélido de la uva, las densidades se determinaron en viñas seleccionadas antes y después del corte, al comparar los niveles poblacionales en los sistemas con cultivos de cobertura y en los que éstas se cortaron.

Antes del corte, las densidades de las ninfas del cicadélido de la uva en

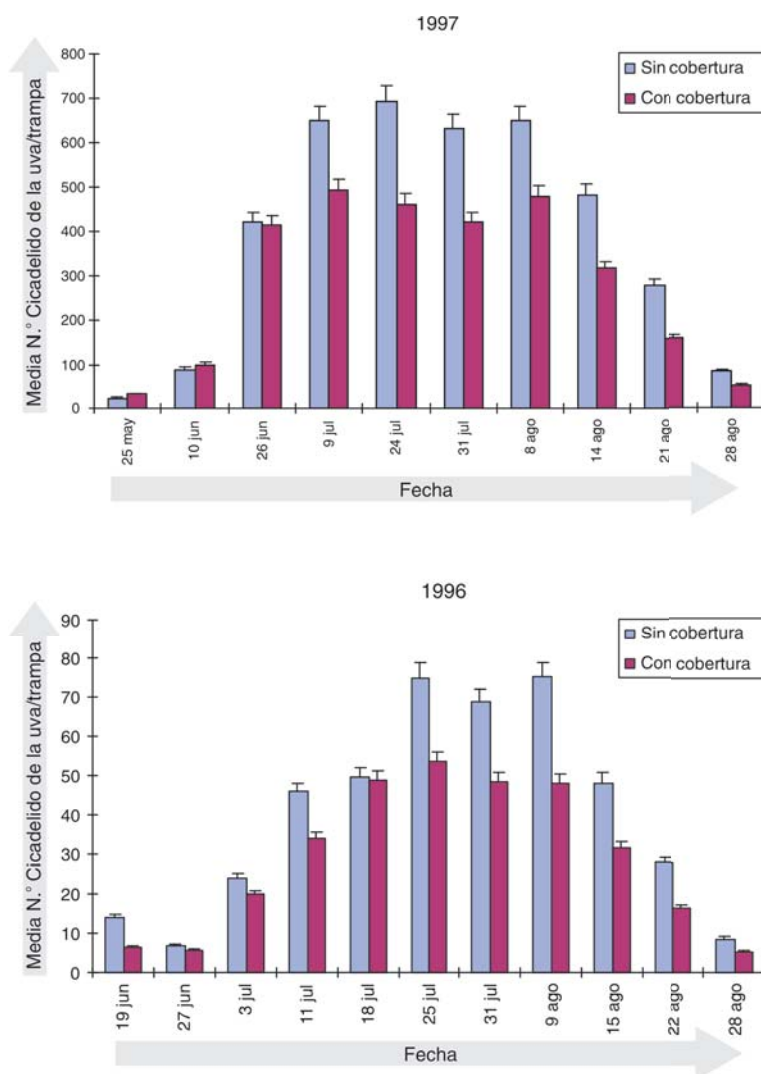


Figura 5.13 Densidades de adultos del cicadelido de la uva *E. elegantula* en sistemas con cultivos de cobertura y en sistemas en monocultivo en el viñedo (Hopland, California, 1996, 1997)

las viñas fueron similares en las hileras con cultivos de cobertura. Una semana después del corte, el número de ninfas disminuyó en las viñas donde el cultivo de cobertura se cortó, lo que coincidió con un incremento en las densidades del parasitoide *Anagrus*. Durante la segunda semana la disminución se pronunció más, aunque las diferencias en la población de *Anagrus* sobre vides entre los sistemas

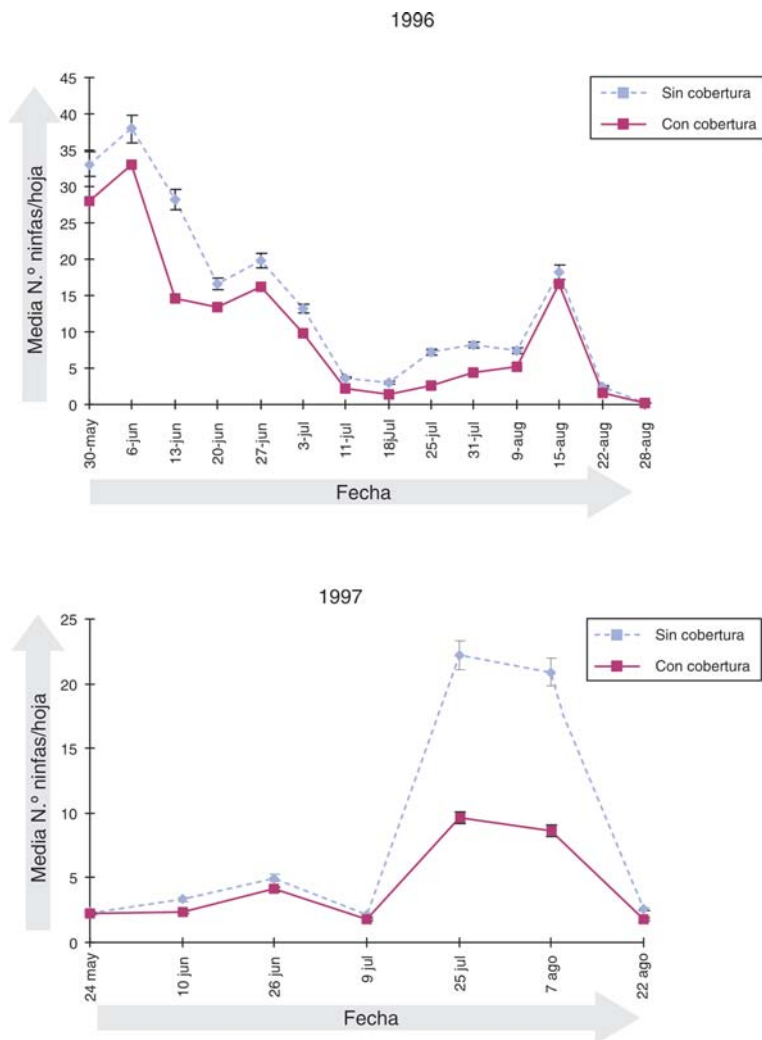


Figura 5.14 Densidades de ninfas de *E. elegantula* en sistemas con cultivos de cobertura y en sistemas en monocultivo en el viñedo durante dos estaciones de crecimiento (Hopland, California, 1996, 1997).

en los que el cultivo de cobertura se cortó y en los que no, no fueron significativas (véase figura 5.15).

Efectos de los cultivos de cobertura sobre las poblaciones de trips y depredadores generalistas

Las densidades de trips en 1996 fueron menores en las secciones del viñedo con cultivos de cobertura que en secciones de monocultivo. Las densidades de trips per-

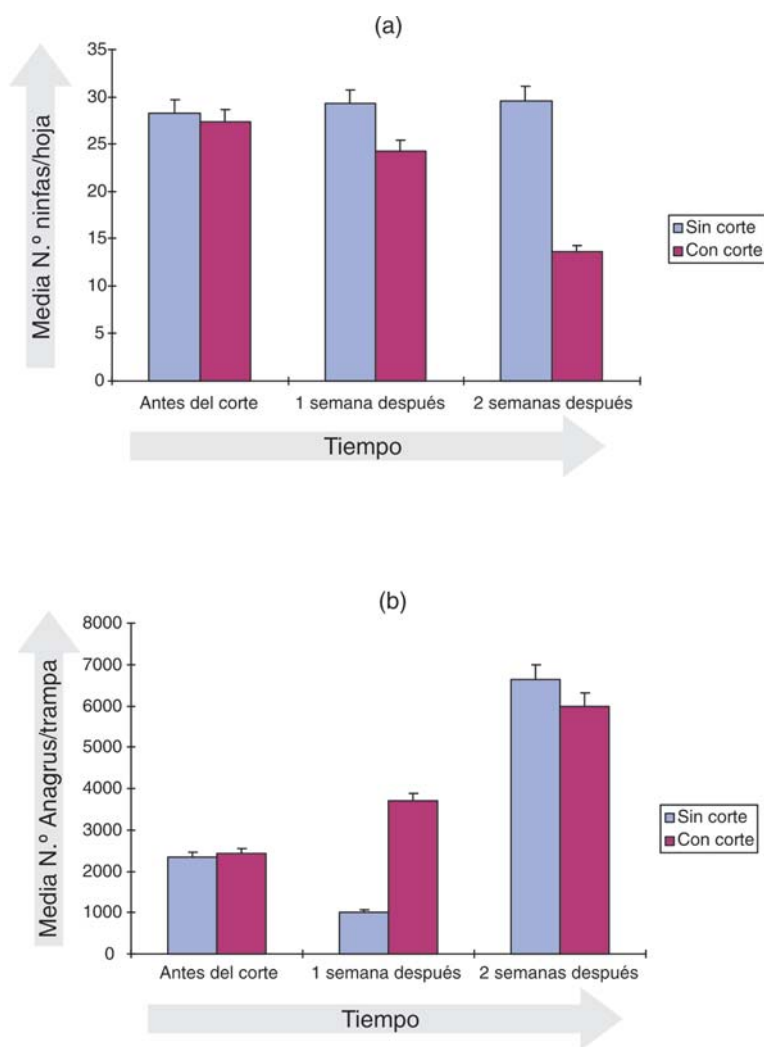


Figura 5.15 Efectos del corte del cultivo de cobertura en el viñedo en a) las ninfas del cicadélido de la uva y b) *Anagrus epos* (Hopland, California, 1997)

manecieron bajas durante toda la estación de crecimiento. Tales diferencias también resultaron aparentes en 1997, un año con alta presión poblacional de trips. Las poblaciones en 1997 fueron significativamente mayores en las secciones de monocultivo en especial al final de julio. La tabla 5.20 presenta la densidad poblacional de depredadores en las secciones con cultivos de cobertura así como en las secciones en monocultivo. Los principales depredadores incluyen arañas, *Nabis* sp., *Orius* sp., *Geocoris* sp., *Coccinellidae* y *Chrysoperla* sp. Normalmente, las poblaciones resultaron

Tabla 5.20 Densidades medias mensuales* (+ES) de diferentes especies de artrópodos depredadores en viñas con y sin cultivos de cobertura (Hopland, California, 1996)

		<i>Orius</i> sp.	Arañas	<i>Coccinellidae</i>	<i>Geocoris</i> sp.	<i>Nabis</i> sp.	<i>Chrysoperla</i> sp.
Con Cultivos de cobertura	Junio	3+0,7	3+1,3	0	0	1+0,3	3+2,2
	Julio	5+1,9	9+3,4	4+1,9	2+1,7	1+0,6	5+3,1
	Agosto	4+2,0	12+3,7	1+0,8	4+2,3	2+1,1	2+1,0
Sin cultivos de cobertura	Junio	2+1,3	2+1,1	2+0,7	0	0	2+0,7
	Julio	3+0,9	8+2,6	2+0,4	1+0,5	0	4+1,5
	Agosto	2+0,8	9+3,4	1+0,3	2+0,9	1+0,7	2+0,8

*Número de individuos por transecto de veinticinco metros muestreado con D-Vac

Fuente: Altieri, M. A., 1994.

menores al comienzo de la estación y se incrementaron cuando las presas empezaron a aumentarse durante la estación. La tabla 5.19 muestra que durante 1996 las poblaciones de los depredadores generalistas en las viñas fueron más altas en las secciones con cultivos de cobertura que en las secciones en monocultivo.

En 1996 el depredador más abundante en las flores de trigo sarraceno y girasol fue *Orius*, seguido por varias especies de Coccinellidae. Entre las diferentes especies de arañas encontradas, los miembros de la familia Thomisidae fueron los más numerosos. En 1997, *Orius* fue de nuevo el depredador más abundante en las secciones con cultivo de cobertura, seguido por varias especies de arañas Thomisidae y algunas especies de Coccinellidae, Nabidae y *Geocoris* sp. Muchos de estos depredadores probablemente respondieron al complejo de insectos neutrales, así como al polen y néctar presente en el cultivo de cobertura.

Implicaciones del estudio

Esta investigación demuestra que los cultivos de cobertura mantienen un gran número de *Orius*, coccinélidos, arañas especialmente de la familia Thomisidae y otras especies de depredadores. Comparaciones de la abundancia de depredadores en los sistemas con y sin cultivos de cobertura muestran que la presencia de trigo sarraceno y girasol produce un incremento en la densidad de depredadores. La pregunta es si tales incrementos en la abundancia de depredadores (especialmente dado que *Anagrus* actúa de manera similar en los dos sistemas) explican las bajas poblaciones del cicadélido de la uva y de trips observados en los viñedos diversificados. Este estudio revela que la alta densidad de depredadores se correlaciona con las poblaciones menores de cicadélidos de la uva y esta relación es más clara en el caso de la interacción *Orius*-trips.

Los experimentos del corte de la cobertura sugieren una conexión ecológica directa, puesto que el corte del cultivo de cobertura forzó el movimiento de *Anagrus* y de depredadores que se encontraban en las flores, lo que resultó en una disminución

de la población del cicadélido de la uva en las viñas adyacentes a los sistemas donde el cultivo de cobertura se cortó.

La investigación también sugiere que la dispersión y las subsecuentes densidades de los herbívoros y sus enemigos naturales asociados tienen influencia de características del paisaje como el bosque ripario y el corredor adyacente al viñedo. La presencia de los hábitats riparios incrementa la colonización de depredadores y su abundancia en los viñedos adyacentes, sin embargo, esta influencia está limitada por la distancia a la que se dispersan los enemigos naturales dentro del viñedo. El corredor, sin embargo, amplifica esta influencia y permite incrementar la dispersión y circulación de depredadores al centro del campo, lo que aumenta el control biológico especialmente en las hileras de viñas cerca a los hábitats que proveen este alimento alternativo.

Conclusiones del estudio

Como lo ilustra el estudio del viñedo, un manejo agroecológico del hábitat con la biodiversidad adecuada conlleva al establecimiento de la infraestructura necesaria que provee los recursos (polen, néctar, presas alternativas, refugio, etc.) para una óptima diversidad y abundancia de enemigos naturales. Estos recursos deben integrarse al paisaje agrícola de una manera espacial y temporal que sea favorable para los enemigos naturales y por supuesto que sea fácil de implementar por los agricultores. El éxito depende de: a) la selección de las especies de plantas más apropiadas, b) la entomofauna asociada a la biodiversidad vegetal, c) la manera como los enemigos naturales responden a la diversificación, y d) la escala espacial a la cual operan los efectos reguladores de la manipulación del hábitat.

Conclusiones

La importación, incremento y conservación de enemigos naturales constituyen los tres enfoques básicos del control biológico de insectos. Dentro de estos enfoques existen técnicas específicas que constantemente se desarrollan y adaptan para cumplir con las cambiantes necesidades del manejo de plagas. Las mejoras en las técnicas de cría y liberación, así como el mejoramiento genético de los enemigos naturales han resultado en programas más efectivos de incremento. La aplicación de nueva teoría ecológica está transformando la forma como vemos la conservación de los enemigos naturales. Para satisfacer la estrategia de manejo de plagas es necesario el refinamiento y adaptación continua de los enfoques de control biológico y su aplicación.

Los sistemas de cultivos diversificados como los basados en policultivos y en la agroforestería, por ejemplo, huertos frutales con cultivos de cobertura, han sido el blanco de mucha investigación. Este interés se basa en la nueva y emergente evidencia de que estos sistemas son más sustentables y más conservadores de recursos (Vandermeer, 1995). Estos atributos se conectan con los altos niveles de biodiversidad funcional asociada a agroecosistemas complejos. De hecho, la mayor parte de la información científica, que documenta la regulación de plagas en sistemas diversificados, sugiere que ésto sucede dada la gran variedad y abundancia de depredadores y parasitoides en estos sistemas (Altieri, 1994; Landis *et al.*, 2000). Se han sugerido varias hipótesis donde se postulan los mecanismos que explican la relación entre un mayor número de especies de plantas y la estabilización de agroecosistemas y se incluye la regulación de plagas (Tilman *et al.*, 1996). Sin embargo, un aspecto claro lo constituye que la composición de especies es más importante que el número de especies per se y que existen ciertos ensamblajes de plantas que ejercen papeles funcionales claves mientras que otros grupos de plantas no. El desafío consiste en identificar los ensamblajes correctos de especies que, por medio de sus sinergias, proveen servicios ecológicos claves como reciclaje de nutrientes, control biológico de plagas y conservación de suelo y agua. La explotación de estas sinergias en situaciones reales requiere el diseño y manejo de los agroecosistemas basado en el entendimiento de las múltiples interacciones entre suelos, plantas, artrópodos y microorganismos. La idea es restaurar los mecanismos de regulación natural mediante

la adición de biodiversidad selectiva dentro y alrededor de los agroecosistemas. Los principios agroecológicos toman formas tecnológicas específicas dirigidas, por un lado, a la diversificación del hábitat para incrementar fauna benéfica, y por otro, a activar biológicamente el suelo mediante un manejo orgánico (véase figura 6.1). De esta manera, se asegura la calidad del suelo y la sanidad de los cultivos, los dos pilares claves en el diseño de un agroecosistema saludable. Con el manejo ecológico de plagas se pretende optimizar la inmunidad del agroecosistema, con énfasis en un enfoque preventivo que se apoya en dichos pilares. En caso de que se presenten problemas, pueden tomarse medidas reactivas (insecticidas microbianos o botánicos), pero debe tenerse cuidado de que éstas no anulen las medidas preventivas tomadas antes (véase figura 6.2).

La experiencia de miles de agricultores tradicionales en el mundo en desarrollo y de algunos agricultores orgánicos en países industrializados demuestra que es posible estabilizar las comunidades de insectos en sistemas de cultivo con el diseño de arquitecturas vegetales que albergan poblaciones de enemigos naturales, o que tengan efectos deterrentes directos sobre plagas (Altieri, 1991). La dificultad para

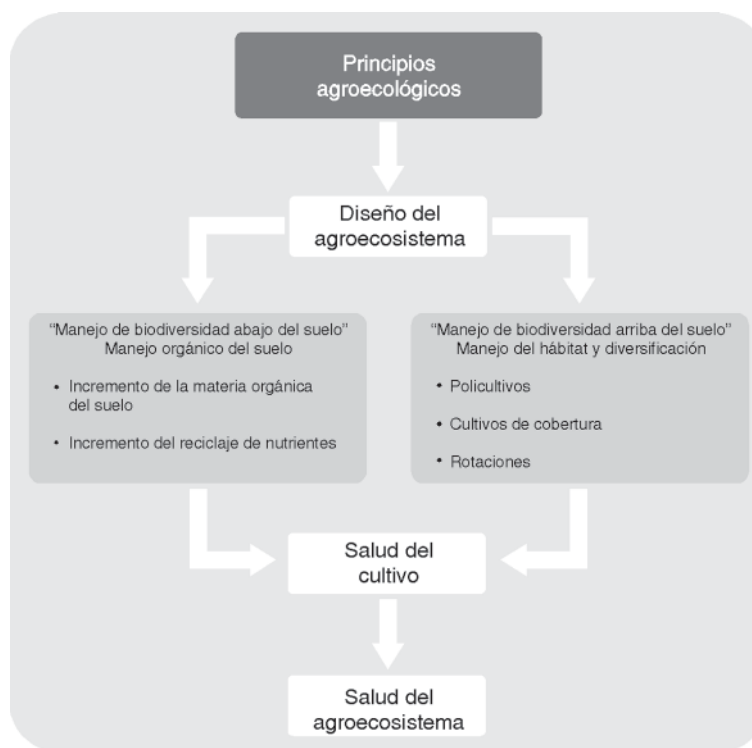


Figura 6.1 Principios agroecológicos que guían el manejo de la biodiversidad para diseñar agroecosistemas saludables

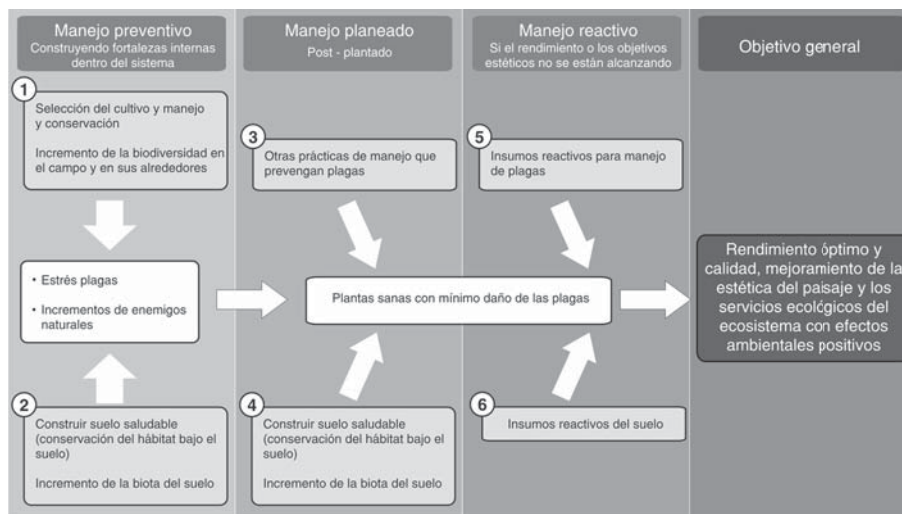


Figura 6.2 Prácticas establecidas para el manejo ecológico de plagas

masificar esta estrategia agroecológica radica en que debe analizarse cada situación independientemente, dado que en cada zona los complejos herbívoros-enemigos naturales varían de acuerdo con la vegetación presente dentro y fuera del cultivo, la entomofauna, la intensidad del manejo agrícola, etc. Sin embargo, es universal el principio de que la diversificación vegetal resulta clave para el control biológico eficiente. Las formas específicas de manejo y diseños de diversificación dependen entonces de las condiciones socioeconómicas y biofísicas de cada región y su definición resulta de un proceso de investigación participativa.

Glosario

Agroecosistema. Ecosistemas intervenidos y transformados por el hombre mediante actividades agropecuarias, con el fin de producir materiales para satisfacer sus necesidades. Generalmente son sistemas con un bajo nivel de biodiversidad.

Capacidad de carga. El nivel máximo de uso de un ecosistema por una población específica, frente a la oferta de un tipo de recursos específicos o la combinación de ellos.

Capacidad de resiliencia. Es la capacidad de recuperación de un sistema, frente a un tipo y nivel específico de perturbación. Entre menor sea la capacidad de resiliencia mayor es la fragilidad del sistema. Los ecosistemas diversos son más resilientes.

Clausters. Racimos.

Coevolución. Es la evolución conjunta de dos especies no emparentadas que tienen una estrecha relación ecológica, es decir, que la evolución de una de las especies depende en parte de la evolución de la otra. La coevolución también desempeña un papel en las relaciones depredador-presa. Con el paso del tiempo, al ir desarrollando el depredador formas más eficaces de capturar a su presa, ésta desarrolla mecanismos para evitar su captura. Las plantas han desarrollado mecanismos defensivos como espinas, púas, vainas duras para las semillas y savia venenosa o de mal sabor para disuadir a sus consumidores potenciales. Algunos herbívoros son capaces de superar estas defensas y atacar a la planta. Ciertos insectos, como la mariposa monarca *Danaus plexippus* (Lepidoptera: Nymphalidae) pueden incorporar a sus propios tejidos sustancias venenosas tomadas de las plantas de las que se alimentan y las usan como defensa contra sus depredadores. Otros organismos similares como la mariposa virrey *Limnitis archippus* (Lepidoptera: Nymphalidae) pueden adquirir, por medio de la selección natural, un patrón de colores o una forma que imita la de la especie no comestible. Dado que se asemejan al modelo desagradable, los imitadores consiguen evitar la depredación. Otros animales asumen una apariencia que los confunde con su entorno o hace que parezcan formar parte de él. El camaleón

es un ejemplo bien conocido de esta interacción. Algunos animales que emplean olores desagradables o venenos a modo de defensa suelen exhibir también coloraciones de advertencia, normalmente colores brillantes o dibujos llamativos, que actúan como aviso adicional para sus depredadores potenciales. Otra relación coevolutiva es el *mutualismo*, en el que dos o más especies dependen la una de la otra y no pueden vivir más que asociadas. Un ejemplo de mutualismo es el de las micorrizas, relación forzosa entre determinados hongos y las raíces de ciertas plantas. En el caso de las ectomicorrizas, los hongos forman una capa o manto en torno de las raicillas. Las hifas de los hongos invaden la raicilla y crecen entre las paredes celulares, además de extenderse suelo adentro a partir de ella. Los hongos, que incluyen varias setas comunes de los bosques, dependen del árbol para obtener energía. A cambio, ayudan al árbol a obtener nutrientes del suelo y protegen sus raicillas de ciertas enfermedades. Sin las micorrizas algunos grupos de árboles, como las coníferas y los robles, no pueden sobrevivir y desarrollarse. Por su parte, los hongos no pueden existir sin los árboles.

Competencia. Cuando escasea un recurso compartido, los organismos compiten por él, y los que tienen mayor éxito sobreviven. En algunas poblaciones vegetales y animales los individuos pueden compartir los recursos de tal modo que ninguno de ellos obtenga la cantidad suficiente para sobrevivir como adulto o reproducirse. Entre otras poblaciones vegetales y animales, los individuos dominantes se apoderan de la totalidad de los recursos y los demás quedan excluidos. Muchos animales tienen una organización social muy desarrollada por medio de la cual se distribuyen recursos como el espacio, los alimentos y la pareja entre los miembros dominantes de la población. Estas interacciones competitivas pueden manifestarse en forma de dominancia social, en la que los individuos dominantes excluyen a los subdominantes de un determinado recurso, o en forma de territorialidad, en la que los individuos dominantes dividen el espacio en áreas excluyentes, que ellos mismos se encargan de defender. Los individuos subdominantes o excluidos se ven obligados a vivir en hábitats más pobres, a sobrevivir sin el recurso en cuestión o a abandonar el área. Muchos de estos animales mueren de hambre, por exposición a los elementos y víctimas de los depredadores.

La competencia entre los miembros de la misma especie puede resultar en el reparto de los recursos de la comunidad. Las plantas, por ejemplo, tienen raíces que penetran en el suelo hasta diferentes profundidades. Algunas tienen raíces superficiales que les permiten utilizar la humedad y los nutrientes próximos a la superficie. Otras que crecen en el mismo lugar tienen raíces más profundas que les permiten explotar la humedad y nutrientes no disponibles para las primeras.

Comunidad biológica. La constituyen poblaciones de diferentes especies que comparten un espacio físico e interactúan entre sí. Estas poblaciones interdependientes forman una comunidad que abarca la porción biótica del ecosistema.

La interacción se manifiesta mediante procesos como:

- **Competencia.** Dos poblaciones que intentan explotar los mismos recursos, sus nichos ecológicos se traslapan.

- Depredación y parasitismo. Una población explota a la otra consumiéndola total o parcialmente.
- Mutualismo. Dos poblaciones que interactúan para su benéfico mutuo.

Depredación. Una de las interacciones fundamentales es la depredación o consumo de un organismo viviente, vegetal o animal por otro. Si bien sirve para que la energía y los nutrientes circulen por el ecosistema, la depredación puede también controlar una población y favorecer la selección natural eliminando a los menos aptos. Así pues, un conejo es un depredador de la hierba, del mismo modo que el zorro es un depredador de conejos. La depredación de las plantas incluye la defoliación y el consumo de semillas y frutos. La abundancia de los depredadores de plantas, o herbívoros, influye directamente sobre el crecimiento y la supervivencia de los carnívoros. Es decir, las interacciones depredador-presa a un determinado nivel trófico influyen sobre las relaciones depredador-presa en el siguiente. En ciertas comunidades, los depredadores reducen hasta tal punto las poblaciones de sus presas que en la misma zona pueden coexistir varias especies en competencia porque ninguna de ellas abunda lo suficiente como para controlar un recurso. No obstante, cuando disminuye el número de depredadores, o éstos desaparecen, la especie dominante tiende a excluir a las competidoras, reduciendo así la diversidad de especies.

Diversidad. La comunidad tiene ciertos atributos, entre ellos la dominancia y la diversidad de especies. La dominancia se produce cuando una o varias especies controlan las condiciones ambientales que influyen en las especies asociadas. En un bosque, por ejemplo, la especie dominante puede ser una o más especies de árboles, como el roble o el abeto; en una comunidad marina los organismos dominantes suelen ser animales, como los mejillones o las ostras. La dominancia puede influir en la diversidad de especies de una comunidad porque la diversidad no se refiere sólo al número de especies que la componen, sino también a la proporción que cada una de ellas representa.

La naturaleza física de una comunidad queda en evidencia por las capas en las que se estructura la vegetación. En las comunidades terrestres, la estratificación está influenciada por la forma que adoptan las plantas al crecer. Las comunidades sencillas, como los pastos, con escasa estratificación vertical, suelen estar formadas por dos estratos: suelo y capa herbácea. Un bosque puede tener varios estratos: suelo, herbácea, arbustos, árboles de porte bajo, árboles de porte alto con copa inferior o superior. Estos estratos influyen en el medio ambiente físico y en la diversidad de hábitats para la fauna.

Ecosistema. El complejo de las interacciones de los factores físicos (abióticos) con la comunidad biológica da lugar a un flujo dinámico de materia y energía que constituyen procesos fundamentales del ecosistema.

Especie. La constituyen las poblaciones que real o potencialmente se reproducen entre sí. Poblaciones de la misma especie pueden estar separadas por factores físicos como también por barreras geográficas.

Hábitat y nicho. Hábitat es el lugar en el que viven las distintas plantas o animales. Dentro de cada hábitat los organismos ocupan distintos nichos. Cada población

de un organismo exige un complejo de requisitos de su ambiente para sobrevivir y reproducirse, éstos constituyen su nicho ecológico. Algunos autores definen el nicho ecológico como el papel que cada especie juega en el ecosistema.

Individuo. La unidad biológica que más fácil se identifica por sus atributos: tamaño, edad, sexo, color; tolerancia o reacción a factores físicos. Se caracteriza por sus manifestaciones fenotípicas que son la expresión genética de rasgos modificada por el ambiente.

Interacciones en la comunidad. Las principales influencias sobre el crecimiento de las poblaciones se relacionan con diversas interacciones, que son las que mantienen unida a la comunidad. Estas incluyen la competencia, tanto en el seno de las especies como entre especies diferentes, la depredación, el parasitismo y la coevolución o adaptación.

Niveles tróficos. Las plantas ocupan nichos definidos principalmente por factores físicos y constituyen el primer nivel trófico (productores), el segundo nivel lo constituyen los consumidores primarios (organismos fitófagos). Los consumidores secundarios utilizan a los primarios como fuente de alimento (depredadores, parasitoides), y así se constituye una cadena trófica por medio de la cual fluye la energía.

Parasitismo. En éste dos organismos viven unidos y uno de ellos obtiene su sustento a expensas del otro. Los parásitos, que son más pequeños que sus huéspedes, incluyen una multitud de virus y bacterias. Debido a esta relación de dependencia, los parásitos no suelen acabar con sus huéspedes, como hacen los depredadores. Como resultado, huéspedes y parásitos suelen coevolucionar hasta un cierto grado de tolerancia mutua, aunque los parásitos pueden regular la población de algunas especies huéspedes, reducir su éxito reproductivo y modificar su comportamiento.

Población. Grupo de individuos de la misma especie que ocupan un área determinada e interactúan y procrean entre ellos. Una población debe tener un tamaño mínimo y ocupar un área que contenga todos los requisitos ecológicos para desplegar completamente sus características, como crecimiento, dispersión, fluctuación, variabilidad genética y continuidad en el tiempo. Las poblaciones son las unidades funcionales de un ecosistema a través de las cuales circulan la energía y los nutrientes.

Sucesión y comunidades clímax. Los ecosistemas son dinámicos en el sentido de que las especies que los componen no son siempre las mismas. Esto se refleja en los cambios graduales de la comunidad vegetal con el paso del tiempo, fenómeno conocido como sucesión. Comienza por la colonización de un área alterada, como un campo de cultivo abandonado o un río de lava recientemente expuesto, por parte de especies capaces de tolerar sus condiciones ambientales. En su mayor parte se trata de especies oportunistas que se aferran al terreno durante un periodo de tiempo variable. Dado que viven poco tiempo y que son malas competidoras, acaban reemplazadas por especies más competitivas y de vida más larga, como ocurre con ciertos arbustos que más tarde son reemplazados por árboles. En los hábitats acuáticos, los cambios de este tipo son en gran medida resultados de cambios en el medio ambiente físico, como la

acumulación de sedimentos en el fondo de un estanque. Al ir haciéndose éste menos profundo, se favorece la invasión de plantas flotantes como los lirios de agua y de plantas emergentes como las espadañas. La velocidad de la sucesión depende de la competitividad de la especie implicada, de la tolerancia a las condiciones ambientales producidas por el cambio en la vegetación, de la interacción con los animales, sobre todo con los herbívoros rumiantes, y del fuego. Con el tiempo, el ecosistema llega a un estado llamado clímax (estado óptimo de una comunidad biológica, dadas las condiciones del medio) en el que todo cambio posterior se produce muy lentamente y el emplazamiento queda dominado por especies de larga vida y muy competitivas. Al ir avanzando la sucesión, no obstante, la comunidad se vuelve más estratificada, lo que permite que ocupen el área más especies de animales. Con el tiempo, los animales característicos de fases más avanzadas de la sucesión reemplazan a los propios de las primeras fases.

Tasas de crecimiento de la población. Las poblaciones tienen una tasa de nacimiento (número de crías producido por unidad de población y tiempo) y una tasa de mortalidad (número de muertes por unidad de tiempo), lo que determina una tasa de crecimiento. El principal agente de crecimiento de la población son los nacimientos, y el principal agente de descenso de la población es la mortalidad por factores bióticos o abióticos. Cuando el número de nacimientos es superior al número de muertes, la población crece y cuando ocurre lo contrario, decrece. Cuando el número de nacimientos es igual al de muertes la población dada no varía, y se dice que su tasa de crecimiento es cero. Al ser introducida en un medio ambiente favorable con abundantes recursos, una pequeña población puede experimentar un crecimiento geométrico o exponencial. Muchas poblaciones experimentan un crecimiento exponencial en las primeras etapas de la colonización de un hábitat, ya que se apoderan de un nicho infraexplotado o expulsan a otras poblaciones de uno rentable. Las poblaciones que siguen creciendo exponencialmente, no obstante, acaban llevando al límite los recursos y entran con rapidez en declive debido a algún acontecimiento catastrófico como una hambruna, una epidemia o la competencia con otras especies. En términos generales, las poblaciones de plantas y animales que se caracterizan por experimentar ciclos de crecimiento exponencial son especies con abundante descendencia. Estas especies, que tienen una vida corta, se dispersan con rapidez y son capaces de colonizar medios ambientes hostiles o alterados. A menudo reciben el nombre de especies oportunistas, representado por plagas de insectos y malezas. Otras poblaciones tienden a crecer en forma exponencial al comienzo y logísticamente a continuación, es decir, su crecimiento va disminuyendo al ir aumentando la población, y se estabiliza al alcanzar los límites de la capacidad de sustentación de su medio ambiente. Por medio de diversos mecanismos reguladores, tales poblaciones mantienen un cierto equilibrio entre su tamaño y los recursos disponibles. Los animales que muestran este tipo de crecimiento poblacional tienden a tener menos crías. Estos organismos tienen una vida larga, tasas de dispersión bajas y son malos colonizadores de hábitats alterados. Suelen responder a los

cambios en la densidad de población (número de organismos por unidad de superficie) con cambios en las tasas de natalidad, y de mortalidad en lugar de depender de la dispersión. Cuando la población se aproxima al límite de los recursos disponibles, las tasas de natalidad disminuyen y las de mortalidad entre jóvenes y adultos aumentan.

Bibliografía

- Ables, J. R. y R. L. Ridgeway, 1981, "Augmentation of entomophagous arthropods to control insect pests and mites", en: G. Papavizas, ed., *Biological control i crop production*, Londres, Allanheld, Osmun Pub.
- Abou-Awad, B. A. y E. M. El-Banhaway, 1986, "Biological studies of *Amblyseius olivi*, a new predator of eriophyid mites infesting olive trees in Egypt (Acari-Phytoseiidae)", *Entomophaga*, 31: 99-103.
- Adams, J. R. y J. R. Bonami, 1991, *Atlas of invertebrate viruses*, Boca Ratón, Florida, CRC Press, 684 p.
- Albuquerque, G. S., M. J. Tauber y C. A. Tauber, 1997, "Life-history adaptations and reproductive costs associated with specialization in predacious insects", *J. Animal Ecology*, 66: 307-317.
- _____, 1996, "Postmating reproductive isolation between *Chrysopa quadripunctata* and *Chrysopa slossonae*: mechanisms and geographic variation", *Evolution*, 50: 1.598-1.606.
- Altieri, M. A., 2000, "The ecological impacts of transgenic crops on agroecosystem health", *Ecosystem Health*, 6: 13-23.
- _____, 1999, "The ecological role of biodiversity in agroecosystems", *Agric. Ecosyst. Env*, 74: 19-31.
- _____, 1991, "How best can we use biodiversity in agroecosystems", *Outlook on Agriculture*, 20: 15-23.
- _____, 1994, *Biodiversity and pest management in agroecosystems*, Nueva York, Haworth Press, 185 p.
- Altieri, M. A. y D. K. Letourneau, 1982, "Vegetation management and biological control in agroecosystems", *Crop Protection*, 1: 405-430.
- Altieri, M. A. y C. I. Nicholls, 2004, *Biodiversity and pest management in agroecosystems*, 2.^a ed, Nueva York, Haworth Press, 236 p.
- _____, 2002, "The simplification of traditional vineyard base agroforests in northwestern Portugal: some ecological implications", *Agroforestry Systems*, 56: 185-191.
- _____, 1999, "Biodiversity, ecosystem function and insect pest management in agricultural systems", en: W.W. Collins y C.O. Qualset, eds., *Biodiversity in agroecosystems*, Boca Ratón, CRC Press, pp. 69-84.
- Altieri, M.A., P. Rosset y L. A. Thrupp, 1998, *The potential of agroecology to combat hunger in the developing world*, Washington DC, 2020 Brief, IFPRI.
- Altieri, M. A. y L. L. Schmidt, 1986, "The dynamics of colonizing arthropod communities at the interface of abandoned organic and commercial apple orchards and adjacent woodland habitats", *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 16: 29-43.
- Altieri, M. A. y W. H. Whitcomb, 1979, "The potential use of weeds in the manipulation of beneficial insects", *HortScience*, 14: 12-18.
- Andow, D. A., 1991, "Vegetational diversity and arthropod population response", *Annu. Rev. Entomology*, 36: 561-586.
- Anthony, D. W. y M. Comps, 1991, "Iridoviridae", en: Adamas, J. R. y J. R. Bonami, eds., *Atlas of invertebrate viruses*, Florida, CPC Press, pp. 55-86.
- Arif, B. M., 1984, "The entomopoxviruses", *Advances in Virus Research*, 29: 195-213.

- Aruga, H. y Y. Tanada, 1971, "List of insects reported to have cytoplasmic polyhedrosis", en: Aruga H. y Y. Tanada, eds., *The cytoplasmic polyhedrosis virus of the silkworm*, pp. 209-224, Tokio, Univ. Tokyo Press.
- Askew, R. R., 1971, *Parasitic insects*, Nueva York, American Elsevier Pub. Co.
- Axtell, R. C., 1981, "Use of predators and parasites in filth fly IPM programs in poultry housing", en: *Status of biological control of filth flies. Proceedings of a workshop*, February 4-5, 1981, University of Florida, Gainesville, Published by USDA, SEA, pp. 26-43.
- _____, 1963, "Effects of macrochelidae (Acarina: Mesostigmata) on house fly production from dairy cattle manure", *Journal of Economic Entomology*, 56: 317-321.
- Bailey, P. T., 1989, "The millipede parasitoid *Pelidnoptera nigripennis* (Diptera: Sciomyzidae) for the biological control of the millipede *Ommatoiulus moreleti* (Diplopoda: Julida: Julidae) in Australia", *Bulletin of Entomological Research*, 79: 381-391.
- Balch, R. E. y F. T. Bird, 1944, "A disease of the European spruce sawfly, *Gilpinia bercyinae* and its place in natural control", *Science in Agriculture*, 25: 65-80.
- Barbosa, P. 1998, *Conservation biological control*, San Diego, Academic Press, 396 p.
- Barlow, N. D., 1994, "Predicting the effect of a novel vertebrate biocontrol agent: a model for viral-vectored immunocontraception in New Zealand possums", *Journal of Applied Ecology*, 31: 454-462.
- Bartlett, B. R., 1978, Margarodidae, en: Clausen C.P., ed., *Introduced parasites and predators of arthropod pests and weeds: a World Review*, Washington, DC, USDA Agricultural handbook, 480: 132-136.
- Batra, S. W. T., 1982, "Biological control in agroecosystems", *Science*, 215: 134-139.
- Baumann, P., Clark, M.A., L. Baumann y A.H. Broadwell, 1991, "*Bacillus sphaericus* as a mosquito pathogen: properties of the organism and its toxin", *Microbiol. Rev.* 55: 425-436.
- Becker, N., S. Djakaria, A. Kaiser, O. Zulhasri y H.W. Ludwig, 1991, "Efficacy of a new tablet formulation of an asporogenous strain of *Bacillus thuringiensis israelensis* against larvae of *Aedes aegypti*", *Bulletin of the Society of Vector Ecologist*, 16: 176-182.
- Becker, N. y J. Margalit, 1993, *Use of Bacillus thuringiensis israelensis against mosquitoes and blackflies, Bacillus thuringiensis, an environmental biopesticide: theory and practice*, John Wiley and Sons Ltd, pp. 147-170.
- Bedding, R. A., 1984, "Nematodes parasites of Hymenoptera", en: W.R. Nickle, ed., *Plant and insect nematodes*, Nueva York, Morcil Dekker, pp. 755-795.
- Bedford, G. 1981, "Control of the rhinoceros beetle by baculovirus", en: D Burgess, ed., *Microbial control of pests and plant diseases*, Londres, Academic Press, pp 418-426.
- Begon, M., M. Mortimer y D.J. Thompson, 1996, *Population ecology*, Cambridge, Blackwell Scientific.
- Belloti, A y B. Arias, 1977, *Biology, ecology and biological control of the cassava hornworm (Erinnyis ello)*, *Proceedings of the cassava protection Workshop*, Cali, pp 227-232.
- Belloti, A. C., N. Mesa, M. Serrano, J.M. Guerrero y C.J. Herrera, 1987, "Taxonomic inventory and survey activity for natural enemies of cassava green mites in the Americas", *Insect Science and its Application*, 8: 845-849.
- Bellows, T. S., Jr J. C. Owens y E. W. Huddleston, 1982, "Predation of range caterpillar, *Hemileuca oliviae* (Lepidoptera: Saturniidae) at various stages of development by different species of rodents in New Mexico during 1980", *Environmental Entomology*, 11: 1.211-1.215.
- Bigler, F., S. Bosshart y M. Walburger, 1989, Bisherige und neue Entwicklungen bei der biologischen Bekämpfung des Maiszünslers, *Ostrinia nubilalis* Hbn., mit *Trichogramma maidis* Pint. et Voeg. in der Schweiz, *Landwirtschaft Schweiz Band*, 2: 37-43.
- Borror, D. J., C. A. Triplehorn y N. F. Johnson, 1989, *An introduction to the study of insects*, 6.^a ed, Orlando, Holt, Rinehart and Winston.
- Brooks, W. M., 1988, "Entomogenous protozoa", en: Ignoffo, C. M., ed., *Handbook of Natural Pesticides, Microbial Insecticides, Part A. Entomogenous Protozoa and Fungi*, vol. 5, Boca Ratón, Florida, CRC Press, pp. 1-149.
- Brooks, W. M., y J. J. Jackson, 1990, "Eugregarines: current status as pathogens, illustrated in corn root-worms", en: Pinnock, D. E., ed., *Vth International colloquium on invertebrate pathology and microbial control*, Adelaide, Australia, pp. 512-515.
- Bryan, M.D., R. J. Dysart y T. L. Burger, 1993, *Releases of introduced parasites of the alfalfa weevil in the United States, 1957-1988*, USDA Misc. Publ.1504.

- Buecher, E. J. e I. Popiel, 1989, "Liquid culture of the entomogenous nematode *Steinernema feltiae* with its bacterial symbiont", *J. Nematol.*, 21: 500-504.
- Burbulis, P. P., N. Erwin y L. R. Ertle, 1981, "Reintroduction and establishment of *Lydella thompsoni* and notes on other parasites of the European corn borer in Delaware", *Environmental Entomology*, 10: 779-781.
- Burks, B. D., 1954, *Parasitic wasps of the Catolaccus group in the Americas*, USDA, Technical Bull, N.º 1093: 1-21.
- Caltagirone, C. E., 1981, "Landmark examples in classical biological control", *Ann. Rev. Entomology*, 26: 213-232.
- Caltagirone, L. E. y R. L. Doutt, 1989, "The history of the vedalia beetle importation to California and its impact to the development of biological control", *Annual Review of Entomology*, 34: 1-16.
- Cameron, P. J., R. L. Hill, J. Bain y W. P. Thomas, 1989, "A review of biological control of invertebrate pests and weeds in New Zealand 1847-1987", Commonwealth Agricultural Bureaux Institute of Biological Control, *Technical Communication*, N.º 10, Wallingford, G.B.
- Campbell, R., 1989, *Biological control of microbial plant pathogens*, Cambridge G.B., Cambridge University Press.
- Carter, N., 1987, "Management of cereal aphid (Hemiptera: Aphididae) populations and their natural enemies in winter wheat by alternate strip spraying with a selective insecticide". *Bulletin of Entomological Research*, 77: 677-682.
- Chiang, H. C., 1970, "Effects of manure applications and mite predation on corn rootworm populations in Minnesota", *Journal of Economic Entomology*, 63: 934-936.
- Clark, L. R., 1979, "Analysis of pest situations through the life systems approach", en: Rabb, R. L. y F. E. Guthrie, eds., *Concepts of pest management*, North Carolina State University, 45-58.
- Clausen, C. P., 1978, "Introduced parasites and predators of arthropod pests and weeds: A World Review", *USDA Agric. Handbook*, 480: 545.
- Coll, M. y D. G. Bottrell, 1992, "Mortality of European corn borer larvae by natural enemies in different corn microhabitats", *Biological Control*, 2: 95-103.
- Cook, R. J. y K. F. Baker, 1983, *The nature and practice of biological control of plant pathogens*, St. Paul, Minnesota, American Phytopathology Society.
- Couch, J. N. y C. E. Bland, 1985, *The Genus Coelomomyces*, Nueva York, Academic Press.
- Coulson, J. R., W. Klaasen, R. J. Cook, E. G. King, H. C. Chiang, K. S. Hagen y W. G. Yendol, 1982, "Notes on biological control of pests in China", 1979, en: *Biological control of pest in China*, Washington, DCl, United States Department of Agriculture.
- Croft, B. A., 1990, *Arthropod biological control agents and pesticides*, Nueva York, J. Wiley and Sons.
- Croft, B. A. y M. M. Barnes, 1971, "Comparative studies of four strain of *Typhlodromus occidentalis*. III Evaluation of releases of insecticide-resistant strains into an apple orchard ecosystem", *Journal of Economic Entomology*, 64: 845-850.
- Cromartie, W. J., 1981, "The environmental control of insects using crop diversity", en: Pimentel, D. ed., *CRC Handbook of Pest Management*, Boca Ratón, CRC Press, pp. 223-251.
- Davis, D. E., K. Myers y J. B. Hoy, 1976, "Biological control among vertebrates", en: Huffaker, C. B. y P. S. Messenger, eds., 1976, *Theory and practice of biological control*, Nueva York, Academic Press, 501-519.
- Day, W. H., 1981, "Biological control of the alfalfa weevil in the Northeastern United States. Chap 25", en: Papavizas, G. C. ed., *Biological Control in Crop Protection*, Allanheld, Osmun y Co., Montclair, NJ.
- DeBach, P., 1974, *Biological control by natural enemies*, Londres, Cambridge Univ. Press, 325 p.
- _____, 1964, *Biological control of insect pests and weeds*, Londres, Chapman y Hall, 844 p.
- DeBach, P. y Rosen, 1991, *Biological control by natural enemies*, 2.^a ed., Londres, Cambridge Univ. Press.
- De Barjac H. y Sutherland D. J., 1990, *Bacterial control of mosquitoes and black flies*, Nueva Brunswick, Rutgers University Press.
- Decker, W., 1992, *New rabbit biological control strategies for the 90s in Australia*. Vertebrate biological control centre paper, N.º 1, East Melbourne, Australia, CSIRO Pub.
- De Hoog, G. S., 1972, "The genera *Beauveria*, *Isaria*, *Tritirachium* and *Acrodontium* gen", *Studies in Mycology*, nov., 1: 1-41.
- De Klerk, M. L. y P. M. J. Ramakers, 1986, "Monitoring population densities of the phytoseiid predator *Amblyseius cucumeris* and its prey after large scale introductions to control *Thrips tabaci* on sweet

- pepper", *Mededelingen van de Faculteit Landbouwwetenschappen, Rijksuniversiteit Gent*, 51: 1.045-1.048.
- Dempster, J. P. y Coaker, T. H., 1974, "Diversification of crop ecosystems as a means of controlling pests", en: Jones, D. P. y M. E. Solomon, eds., *Biology in Pest and Disease Control*, Nueva York, John Wiley, pp. 106-114.
- Drea, J. J. y R. W. Carlson, 1990, "Establishment of *Cybocephalus* sp. (Coleoptera: Nitidulidae) from Korea on *Unaspis euonymi* (Homoptera: Diaspididae) in the eastern United States", *Proceedings of Entomological Society of Washington*, 90: 307-309.
- Dutky, S. R., J. V. Thompson y G. E. Cantwell, 1964, "A technique for the mass propagation of the DD-136 nematode", *Journal of Insect Pathology*, 6: 417-422.
- Dysart, R. J., 1991, "Biological notes on two chloropid flies (Diptera: Chloropidae), predaceous on grasshopper eggs (Orthoptera: Acrididae)", *Journal of the Kansas Entomological Society*, 64: 225-230.
- Ehler, L. E., 1990, "Introduction strategies in biological control of insects", en: Mackauer, M., L. E. Ehler y J. Roland, eds., *Critical issues in biological control*, Andover, G.B., Intercept, pp. 111-134.
- Embree, D. G., 1971, "The biological control of the winter moth in eastern Canada by introduced parasites", en: Huffaker, C. B., ed., *Biological control*, Nueva York, Plenum Press, pp. 217-226.
- Endler, J. A., 1991, "Interactions between predators and prey", en: J. R. Krebs y N. B. Davies, eds., *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, 3.^a ed, Blackwell, Oxford, pp. 169-196.
- Federici, B., 1998, "Broadscale use of pest-killing plants to be true test", *California Agriculture*, 52: 14-20.
- Feener, D. H., Jr. y B. V. Brown, 1992, "Reduced foraging of *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae) in the presence of parasitic *Pseudacteon* spp (Diptera: Phoridae)", *Annals of the Entomological Society of America*, 85: 80-84.
- Flaherty, D. L. y C. B. Huffaker, 1970, "Biological control of pacific mites and Willamette mites in San Joaquin Valley vineyard, part I. Role of *Metaseiulus occidentalis*. part II. Influence of dispersion patterns of *Metaseiulus occidentalis*", *Hilgardia*, 40: 267-330.
- Fleming, J. A. y G. W. Fleming, 1992, "Polydnaviruses: mutualists and pathogens", *Annual Review of Entomology*, 37: 401-425.
- Flint, M. L. y P. A. Roberts, 1988, "Using crop diversity to manage pest problems: some California examples", *American Journal of Alternative Agriculture*, 3: 164-167.
- Foelix, R. F., 1982, *Biology of spiders*, Massachusetts, Harvard University Press.
- Forman, R. T. T. y M. Godron, 1986, *Landscape Ecology*, Nueva York, John Wiley and Sons.
- Headley, J. C. y M. A. Hoy, 1987, Benefit/cost analysis of an integrated mite management program for almonds, *J. Econ. Entomol.*, 80: 555-559.
- Francis, C. A., 1986, *Multiple cropping systems*, Nueva York, MacMillan, 383 p.
- Friedman, M. J., 1990, "Commercial production and development", en: Gaugler, R. y H. K. Kaya, eds., *Entomopathogenic nematodes in biological control*, Boca Ratón, Florida, CRC Press, Inc, pp. 153-172.
- Fry, G., 1995, "Landscape ecology of insect movement in arable ecosystems", en: D. M. Glen *et al.*, eds., *Ecology and integrated farming systems*, Bristol G.B., J. Wiley and Sons.
- Funasaki, G. Y., P.Y. Lai, L. M. Nakahara, J. H. Beardsley y A. K. Ota, 1988, "A review of biological control introductions in Hawaii: 1890- to 1985", *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society*, 28: 105-160.
- Fuxa, J. R., 1990, New directions for insect control with baculovirus, en: Baker, R. R. y P. E. Dunn, eds., *New directions in biological control: alternatives for suppressing agricultural pests and diseases*, Nueva York, Alan R. Liss, Inc, pp. 97-113.
- Gambino, P., A. C. Medeiros y L. L. Loope, 1990, "Invasion and colonization of upper elevations on east Maui (Hawaii) by *Vespula pensylvanica* (Hymenoptera: Vespidae)", *Annals of the Entomological Society of America*, 83: 1.088-1.095.
- Gaugler, R. y H. K. Kaya, 1990, *Entomopathogenic nematodes in biological control*, Boca Ratón, Florida, CRC Press.
- Gauld, I. y B. Bolton, 1988, *The Hymenoptera*, Oxford, G.B., Oxford University Press.
- Georgis R., 1990, "Formulation and application technology", en: C. R. Gaugler y H. K. Kaya, eds., *Entomopathogenic nematodes in biological control*, Boca Ratón, Florida, CRC Press, pp. 173-191.
- Gerson, U. y R. L. Smiley, 1990, *Acarine biocontrol agents, an illustrated key and manual*, Nueva York, Chapman and Hall.

- Gerson, U., 1992, "Perspectives of non-phytoseiid predators for the biological control of plant pests", *Experimental and Applied Acarology*, 14: 383-391.
- Gilbert, F., G. Rotheray, P. Emerson y R. Zafar, 1994, "The evolution of feeding strategies", en: P. Eggleton y R. Vane-Wright, eds., *Phylogenetics and Ecology*, Linnean Society of London, Symposium Series, 17: 323-343.
- Gillaspay, J. E., 1971, "Paper nest wasps (*Polistes*): observations and study methods", *Annals of the Ecological Society of America*, 64: 1.357-1.361.
- Gordon, R. D., 1985, "The Coccinellidae (Coleoptera) of America north of Mexico", *Journal of the New York Entomological Society*, 93: 1-912.
- Gordon, R. y J. M. Webster, 1971, "*Mermis nigrescens*: Physiological relationships with its host, the adult desert locust *Schistocerca gregaria*", *Exp. Parasitol.*, 29: 66-79.
- Graig, S. M. y J. M. Webster, 1974, "Inhibition of molting of the desert locust, *Schistocerca gregaria*, by the nematode parasite *Mermis nigrescens*", *Can. J. Zool.*, 52: 1.535-1.539.
- Granados, R. R., 1981, "Entomopoxvirus infections in insects", en: Davidson, E. W., ed., *Pathogenesis of invertebrate microbial diseases*, Allanheld, Osman, pp. 101-126.
- Granados, R. R. y B. A. Federici, 1986, *The biology of baculoviruses*, vols. I y II, Boca Ratón, Florida, CRC Press.
- Greathead, D. J., 1986, "Parasitoids in classical biological control", en: Waage, J. y D. Greathead, eds., *Insect parasitoids*, 13th Symposium of Royal Entomological Society of London, 18-19, sept. 1985, Londres, Academic Press, pp 289-318.
- _____, 1980, "Arthropod natural enemies of *Biharzia* snails and the possibilities for biological control", *Biocontrol News and Information*, 1(2): 197-202.
- Greathead, D. J. y A. H. Greathead, 1992, "Biological control of insect pest by parasitoids and predators: The BIOCOT database", *Biocontrol News and Information*, 13 (4): 61N-68N.
- Grewal, P. S. y R. Georgis, 1998, "Entomopathogenic nematodes", en: Hall, F. R. y J. J. Menn, eds., *Biopesticides: use and delivery*, Totowa, NJ, Humana Press Inc., pp. 271-299.
- Grissell, E. E. y M. E. Schauff, 1990, *A handbook of the families of Nearctic Chalcidoidea (Hymenoptera)*, Washington, Entomological Society of Washington.
- Gruys, P., 1982, "Hits and misses: the ecological approach to pest control in orchards", *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 31: 70-87.
- Hagen, K. S., 1987, "Nutritional ecology of terrestrial insect predators", en: Slansky, F., Rodríguez, J. G. Jr., eds., *Nutritional ecology of insects, mites, spiders and related invertebrates*, Nueva York, John Wiley y Sons, pp. 533-577.
- Hagen, K. S., S. Bombosch y J. A. McMurtry, 1976, "The biology and impact of predators", en: Huffaker, C. y P. S. Messenger, eds., *Theory and practice of biological control*, Nueva York, Academic Press.
- Hagen, K. S. y R. Van den Bosch, 1968, "Impact of pathogens, parasites and predators on aphids", *Annual Review of Entomology*, 13: 325-384.
- Hagley, E. A. C., 1989, "Release of *Crysopa carnea* (Neuroptera: Chrysopidae) for control of the green apple aphid *Aphis pomi* (Homoptera: Aphididae)", *Canadian Entomologist*, 121: 309-314.
- Hall, R. W. y L. E. Ehler, 1979, "Rate of establishment of natural enemies in classical biological control", *Bull of Entom. S. of Amer.*, 25: 280-282.
- Hall, R. A., 1985, "Whitefly control by fungi", en: Hussey, N.W. y N. Scopes, ed., *Biological control, the Glasshouse experience*, Nueva York, Cornell University Press, Ithaca, pp. 116-124.
- _____, 1981, "The fungus *Verticillium lecanii* as a microbial insecticide against aphids and scales", en: Burges, H. D., ed., *Microbial control of pests and plant diseases 1970-1980*, Londres, Academic Press, pp. 483-498.
- Hall, R. A. y B. Paperiok, 1982, "Fungi as biological control agents of arthropods of agricultural and medical importance", *Parasitology*, 84: 205-240.
- Hance, Th. y C. Gregoire-Wibo, 1987, "Effects of agricultural practices on carabid populations", *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 22: 147-160.
- Hassan, S. A., 1978, "Releases of *Crysopa carnea* to control *Myzus persicae* on eggplant in small greenhouse plots", *Journal of Plant Diseases and Protection*, 85: 118-123.
- Hara, A. H., R. Gaugler, H. K. Kaya y L. M. le Beck, 1991, "Natural populations of entomopathogenic nematodes (Rhabditida: Heterorhabditidae, Steinernematidae) from the Hawaiian Islands", *Environmental Entomology*, 20: 211-216.

- Hazzard, R. V., D. N. Ferro, R. G. Van Drische y A. F. Tuttle, 1991, "Mortality of eggs of Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomellidae) from predation by *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae)", *Environmental Entomology*, 20: 841-848.
- Heath-Clark, L., s. t.: [en línea] enero-marzo 1995 [acceso: s. f.]. Disponible en: http://www.nysaes.cornell.edu/ent/biocontrol/parasitoids/encarsia_inaron.html
- Heinrichs, E. A., G. B. Aquino, S. Chelliah, S.L. Valencia y W.H. Reissig, 1982, "Resurgence of *Nilaparvata lugens* populations as influenced by method and timing of insecticide applications in lowland rice", *Environmental Entomology*, 11: 78-84.
- Henry, J. E., 1990, "Control of insects by protozoa", en: R. Baker, P. E. Dunn, *New Directions in Biological Control: Alternatives for Suppressing Agricultural Pests and Diseases*, Nueva York, A. R. Liss, pp. 161-176.
- _____, 1981, "Natural and applied control of insects by protozoa", *Annu. Rev. Entomol.*, 26: 49-73.
- Hernstadt, C.F. Gaether, W. Gelenter y D. L. Edwards, 1987, "*Bacillus thuringiensis* isolate with activity against Coleoptera", en: Maramorosch, K., ed., *Biotechnology in invertebrate pathology and cell culture*, Nueva York, Academic Press, pp. 101-113.
- Hill, M. G.; D. J. Allan, R. C. Henderson y J. C. Charles, 1993, "Introduction of armored scale predators and establishment of the predatory mite *Hemisarcoptes coccophagus* (Acari: Hemisarcoptidae) on latania scale, *Hemiberlesia latania* (Homoptera: Diaspididae) in kiwifruit trees in New Zeland", *Bulletin of Entomological Research*, 83: 369-376.
- Hodek, I., 1993, "Habitat and food specificity in aphidophagous predators", *Biocontrol Sci. Technol.*, 3: 91-100.
- Holldobler, B. y E. O. Wilson, 1990, *The Ants*, The Belknap Press of Harvard University Press, Massachusetts, Cambridge.
- Hominick, W. M. y A. P. Reid, 1990, "Perspectives on entomopathogenic nematology", en: R. Gangler y H. K. Kaya, ed., *Entomopathogenic nematodes in biological control*, Boca Ratón, CRC Press, 327-345.
- Hoy, M. A., 1992, "Biological control of arthropods: genetic engineering and environmental risks", *Biological Control*, 2: 166-170.
- Hoy, M. A. y D. C. Herzog, 1985, *Biological control in agriculture IPM systems*, Orlando, Acad. Press.
- Hoyt, S. C. y L. E. Caltagirone, 1971, "The developing programs of integrated control of pests on apples in Washington and peaches in California", en: Huffaker, C. B., ed, *Biological control*, Nueva York, Plenum Press, pp. 395-421.
- Huffaker, C. B y C. E. Kennett, 1959, "A ten-year study of vegetational changes associated with biological control of Klamath weed", *Journal of Range Management*, 12: 69-82.
- _____, 1956, "Experimental studies on predation: 1) predation and cyclamen mite populations on strawberries in California", *Hilgardia*, 26: 191-222.
- Huffaker, C. B. y P. S. Messenger, 1976, *Theory and practice of biological control*, Nueva York, Academic Press.
- Huffaker, C. B., 1971, *Biological control*, Nueva York, Plenum Press.
- Humber, R. A., 1990, "Systematic and taxonomic approaches to entomophthoralean species", en: Pin-nock, D. E., ed, *Vth International Colloquium on Invertebrate Pathology and Microbial Control*, Adelaide, Australia, 20-24 agosto, 1990, pp 133-137.
- _____, 1989, "Synopsis of a revised classification for the Entomophthorales (Zygomycotina)", *Mycotaxon*, 36: 441-460.
- Hunter, C. D., 1994, *Suppliers of beneficial organisms in North America*, Calif. Environ. Protection Agency, PM 94-03, 30 p.
- Hunter-Fujita, F. R., P. F. Entwistle, H. F. Evans y N. E. Crook, 1998, *Insect viruses and pest management*, Wiley, Chichester; UK. p. 632.
- Hussey, N. W. y N. Scopes, 1985, *Biological pest control: the glasshouse experience*, Cornell Univ. Press, Ithaca.
- Ignoffo, C. M y W. F. Hink, 1971, "Propagation of arthropod pathogens in living systems", en: Burges, H.D. y Hussey, N.W, *Microbial control of insects and mites*, Londres, Academic Press, pp. 541-580.
- Ignoffo, C. M., C. García, R. W. Kapp y W. B. Coate, 1979, "An evaluation of the risks to mammals of the use of an entomopathogenic fungus, *Nomuraea rileyi*, as a microbial insecticide", *Environmental Entomology*, 8: 354-359.
- International Symposium of the Akademie der Wissenschaften und der Literatur, Mainz, November 15-17, 1984 at Mainz and Darmstadt. Fortschritte der Zoologie, Stugart, Germany, pp. 95-121.

- Ishibashi, N. y E. Kondo, 1990, "Behavior of infective juveniles", en: R. Gangler y H. K. Kaya, eds., *Entomopathogenic nematodes in biological control*, Boca Ratón, CRC Press, pp. 139-150.
- Jackson, D. M., G. C. Brown, G. L. Nordin y D. W. Johnson, 1992, "Autodissemination of baculovirus for management of tobacco budworms (Lepidoptera: Noctuidae) on tobacco", *Journal of Economic Entomology*, 85: 710-719.
- Jackson, T. A., B. W. Todd, y W. M. Wouts, 1983, *The effect of moisture and method of application on the establishment of the entomophagous nematode Heterorhabditis bacteriophora in pasture*, Proc. 36. N.º 2, Weed pest Control Conference, 195 p.
- Jaques, R. P. 1990, "Effectiveness of the granulosis virus of the codling moth in orchard trials in Canada", en: Pinnock, D. E., ed. *Vth International Colloquium on Invertebrate Pathology and Microbial Control*, Adelaide, Australia, 20-24 agosto, pp 428-430.
- Jenkins J. C., 1998, "Measuring and Modeling Northeast Forest Response to Environmental Stresses", Ph. D. Dissertation Submitted to the University of New Hampshire, Durham, N. H.
- Jeppson, L. R.; H. H. Keifer y E. W. Baker, 1975, *Mites injurious to economic plants*, Berkeley, California, University of California Press.
- Julien, M. H., 1992, *Biological control of weeds: a world catalogue of agents and their target weeds*, 3.^a ed., Wallingford, G.B, Commonwealth Agricultural Bureaux International.
- Kabiri, F., J. Frandon, J. Voegelé, N. Hawlitzky y M. Stengel, 1990, "Evolution of a strategy for inundative releases of *Trichogramma brassicae* Bez. (Hym Trichogrammatidae) against the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* Hbn. (Lep. Pyralidae)". en: proceedings, *ANPP-Second International Conference on Agricultural Pests*, Versailles, 4-6 dic., 1990.
- Kareiva, P., 1986, "Trivial movement and foraging by crop colonizers", en: Kogan, M., ed., *Ecological theory and integrated pest management practice*, Nueva York, J. Wiley y Sons, pp. 59-82.
- Katagiri, C., 1985, "Structure of lipophorin in insect blood: location of phospholipid", *Biochim. Biophys. Acta* 834: 13-43.
- Kathirithamby, J., 1989, "Review of the order Strepsiptera", *Systematic Entomology*, 14: 41-92.
- Kaya, H. K., 1993, "Entomogenous and entomopathogenic nematodes in biological control", en: Evans, K., D. L. Trudgill y J. M. Webster, eds., *Plant parasitic nematodes in temperate agriculture*, Cambridge, G.B., Commonwealth Agricultural Bureaux International, Cambridge University Press, pp. 565-591.
- _____, 1990, "Soil ecology", en: R. Gangler y H. K. Kaya, eds., *Entomopathogenic Nematodes in biological control*, Boca Ratón, Florida, CRC Press, pp. 93-115.
- Kaya, H. K. y R. Gangler, 1993, "Entomopathogenic nematodes", *Annu. Review Entomol.*, 38: 181-206.
- Keller, B. y G. A. Langenbruch, 1993, "Control of coleopteran pests by *Bacillus thuringiensis*", en: P. F. Entwistle, J. S. Cory, M. J. Bailey y S. Higgs, eds., *Bacillus thuringiensis, an environmental biopesticide: theory and practice*, Nueva York, John Wiley and Sons, pp. 171-191.
- Klein, M. G., 1997, "Bacteria of soil inhabiting insects", en: L. A. Lacey, ed., *Manual of techniques in insect pathology*, Londres, Academic Press, pp. 101-116.
- _____, "Efficacy against soil-inhabiting insect pest", en: R. Gangler y H. K. Kaya, eds, *Entomopathogenic nematodes in biological control*, Boca Ratón, CRC Press, pp. 195-214.
- Knuston, L., R. I. Sailer, W. L. Murphy, R. W. Carlson y J. R. Dogger, 1990, "Computerized data base on immigrant arthropods", *Annals of the Entomological Society of America*, 83: 1-8.
- Krebs, C. J., 1985, *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*, 30.^a ed., Nueva York, Harper and Row, 800 p.
- Kreiter, D., 1991, "The biological characteristics of the predatory mites that prey on mites and their use in biological control", *Progres Agricole et Viticole*, 108: 247-262.
- Kruess, A. y T. Tschamtké, 1994, "Habitat fragmentation, species loss, and biological control", *Science*, 264: 1.581-1.584.
- Lacey Lawrence A., ed., 1997, *Manual of techniques in insect pathology*, Harcourt Brace, Chatham, Kent, UK, 409 p.
- Lacey, L. A. 1997, *Manual of Techniques in Insect Pathology*, Academic Press (Elsevier), Nueva York, 409 p.
- Ladd, T. L. y P. J. McCabe, 1966, "The status of *Tiphia vernalis* Rohwer, a parasite of the Japanese beetle, in southern New Jersey and southeastern Pennsylvania in 1963", *Journal of Economic Entomology*, 59: 480.

- Laing, J. E. y J. Hamai, 1976, "Biological control of insect pests and weeds by imported parasites, predators and pathogens", en: Huffaker, C. B. y P. S. Messenger, eds., *Theory and practice of biological control*, Nueva York, Academic Press, pp. 685-743.
- Landis, D. A y M. Haas, 1992, "Influence of landscape structure on abundance and within-field distribution of *Ostrinia nubilalis* Hübner (Lepidoptera: Pyralidae) larval parasitoids in Michigan", *Environ. Entomol.*, 21: 409-416.
- Landis D. A. y Marino P.C., 1999, "Landscape structure and extra-field processes: impact on management of pests and beneficials", en: Ruberson J. R. ed., *Handbook of pest management*, Nueva York, Marcel Dekker, pp. 79-104.
- Landis, D. A., S. D. Wratten y G. A. Gurr, 2000, "Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture", *Annual Review of Entomology*, 45: 175-201.
- Leonard, D. E., 1966, *Brachymeria intermedia* (Nees) (Hymenoptera: Chalcididae) established in North America, *Entomological News*, 77: 25-27.
- LeRoux, E. J., 1971, "Biological control attempts on pome fruit (apple and pear) in North America, 1860-1970", *Canadian Entomologist*, 103: 963-974.
- Lewis, W.J., Van Lenteren J.C., Phatak S.C. y Tumlinson J.H., 1997, "A total system approach to sustainable pest management", *Proc.Natl. Acad. Sci.*, vol. 94: 12.243-12.248.
- Li, Li-Ying, 1994, "Worldwide use of Trichogramma for biological control on different crops: a survey", en: E. Wajnberg y S. A. Hassan, eds., *Biological control with egg parasitoids*, Wallingford, CAB International, pp. 37-54.
- Li, Y.X., 1989, "Study on the bionomics of *Amata pascus*- a natural enemy of *Kuwanaspis pseudoleucapis*", *Insect Knowledge*, 26: 224-225.
- Lindow, S. E., 1985, "Foliar antagonists: status and prospects", en: Hoy, M.A. y D.C. Herzog, eds., *Biological control in agricultural IPM systems*, Nueva York, Academic Press.
- Lotka, A. J., 1925, *Elements of physical biology*, Baltimore, Williams and Wilkins, [reinpreso en 1956: *Elements of mathematical biology*, Nueva York, Dover Publications, Inc].
- Lovei, G. L., Sunderland, K.D., 1996, "Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae)", *Annu. Rev. Entomol.*, 41: 231-256.
- Luck, R. F. y H. Podoler, 1985, "Competitive exclusion of *Aphytis lingnanensis* by *A. melinus*: potential role of host size", *Ecology*, 66: 904-913.
- Luthy, P., 1986, "Insect pathogenic bacteria as pest control agents", en: Franz, J. M., ed., *Biological plant and health protection, biological control of plant pests and vectors of human and animal diseases*, International Symposium of the Akademie der Wissenschaften und der Literatur, Mainz, noviembre 15-17, 1984, at Mainz and Darmstadt. Fortschritte der Zoologie, Stugart, Germany, 32: 201-216 pp.
- Maddox, J. V., W. M. Brooks y J. R. Fuxa, 1981, "*Vairimorpha necatrix* a pathogen of agricultural pests: potential for pest control", en: Burges, H. D., ed., *Microbial control of pests and plant diseases 1970-1980*, Nueva York, Academic Press, pp. 587-594.
- Madeiros, J. L., 1990, "The barn owl: Bermuda's usung rat control expert", *Montly Bulletin*, Department of Agriculture, Fisheries and Parks, Bermuda 61(8): 57-60.
- Madsen, H., 1990, "Biological methods for the control of freshwater snails", *Parasitology Today*, 6(7): 237-241.
- Maggenti, A.R., 1991, "Nemata: higher classification", en: Nickel, W. R., ed., *Manual of agricultural nematology*, Nueva York, Marcel Dekker, Inc, pp 147-187.
- Maltby, H. L. , F. W. Stehr, R. C. Anderson, G.E. Moorehead, L.C. Barton y J.D. Paschke, 1971, "Establishment in the United Staes of *Anaphes flavipes*, an egg parasite of the cereal leaf beetle", *Journal of Economic Entomology*, 64: 693-697.
- Marguilis, L., J. O. Corliss, M. Melkonian y D. J. Chapman, 1990, *Handbook of Protoctista*. Boston, Massachusetts, Jones and Bartlett.
- Martignoni, M. E. y P. J. Iwai, 1981, "A catalogue of viral diseases of insect, mites and ticks", en: Burges H. D., ed., *Microbial control of pests and plant diseases 1970-1980*, Londres, Academic Press, pp. 897-911.
- McCoy, C. W, 1981, "Pest control by the fungus *Hirsutella thompsonii*", en: Burges H. D., ed., *Microbial control of pests and plant diseases 1970-1980*, Londres, Academic Press, pp. 499-512.

- McCoy, C. W., R. A. Samson y D. G. Boucias, 1988, "Entomogenous fungi", en: Ignoffo, C.M., ed., *CRC Handbook of natural pesticides. Microbial insecticides*, part A. Entomogenous Protozoa and Fungi, vol. 5, Boca Ratón, CRC Press, Inc. pp. 151-236.
- McMurtry, J. A., 1982, "The use of phytoseiids for biological control: progress and future prospects", en: Hoy, M. A., ed., *Recent Advances in knowledge of Phytoseiidae*, Berkeley, Division of Agricultural Sciences, University of California, Special publication, 3.284: 23-48.
- Meadow, R. H.; W. C. Kelly y A. M. Shelton, 1985, "Evaluation of *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae) for control of *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae) in greenhouse and field experiments in the United States", *Entomophaga*, 30: 385-392.
- Miller, L. K., 1997, *The baculoviruses*, Nueva York, Plenum Press, 447 p.
- Mills, N. y J. Schlup, 1989, "The natural enemies of *Ips typographus* in central Europe: Impact and potential use in biological control", en: Kulhavy, D. L. y M. C. Miller, eds., *Potential for biological control of Dendroctonus and Ips Bark Beetles*, Texas, Nacogdoches, Center for Applied Studies, School of Forestry, Stephen F. Austin State University, pp 131-146.
- Miura, T., R. M. Takahashi y W. H. Wilder, 1984, "Impact of the mosquitofish (*Gambusia affinis*) on a rice field ecosystem when used as a mosquito control agent", *Mosquito News*, 44(4): 510-517.
- Mogi, M. y I. Miyagi, 1990, "Colonization of rice fields by mosquitoes (Diptera: Culicidae) and larvivorous predators in asynchronous rice cultivation areas in the Philippines", *Journal of Medical Entomology*, 27: 530-536.
- Mohyuddin A. y S. Shah, 1977, "Biological control of *Mythimna separata* (Lepidoptera: Noctuidae) in New Zealand and its bearing on biological control strategy", *Entomophaga*, 22: 331-333.
- Molyneux, D. H., Cooper J.E. y Smith W.J., 1983, "Studies on the pathology of an avian trypanosome (*T. bouffardi*) infection in experimentally infected canaries", *Parasitology*, 87: 49-54.
- Molyneux, A. S. y R. A. Bedding, 1984, "Influence of soil texture and moisture on the infectivity of *Heterorhabditis* sp and *Steinernema glaseri* for larvae of the shepp blowfly *Lucila cuprina*", *Nematologica*, 30: 358.
- Moscardi, F., 1983, "Utilizacao de *Baculovirus anticarsia* para o controle da lagarta da soya, *Anticarsia gemmatilis*", Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuaria, Comunicado tecnico N.º 23.
- Navon, A., 1993, "Control of lepidopteran pests with *Bacillus thuringiensis*", en: Entwistle, P. F., J. S. Cory, M. J. Bailey y S. Higgs, eds., *Bacillus thuringiensis, an environmental biopesticide: theory and practice*, Nueva York, pp. 125-146.
- Neuenschwander, P. W. N. O. Hammond, A.P. Gutiérrez. A.R. Cudjoe, R. Adjakloe, J.U. Baumgartner y U. Regev, 1989, "Impact assessment of the biological control of the cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti* (Homoptera: Pseudococcidae), by the introduced parasitoid *Epidinocaris lopezi* (Hymenoptera: Encyrtidae)", *Bulletin of Entomological Research*, 79: 579-594.
- Nicholls, C. I., M. P. Parrella y M. A. Altieri, 2000, "Reducing the abundance of leafhoppers and thrips in a northern California organic vineyard through maintenance of full season floral diversity with summer cover crops", *Agricultural and Forest Entomology*, 2: 107-113.
- Nicholls, C. I., M. P. Parrella y M. A. Altieri, 2001, "The effects of a vegetational corridor on the abundance and dispersal of insect biodiversity within a northern California organic vineyard", *Landscape ecology*, 16: 133-146.
- Nicholson A. J. y V. A. Bailey, 1935, *Proc. Zool. Soc.*, Londres, part I, 3: 551.
- Nickle, W. R., 1974, "Nematode infections", en: Cantwell, G. E., *Insect diseases.*, 2.^a ed., Nueva York, Marcel Dekker, 2: 327-376.
- Nordland, D. A., R. L. Jones y W. J. Lewis, 1981, *Semiochemicals: their role in pest control*, Nueva York, J. Wiley and Sons.
- Nyffler, M. y G. Benz, 1987, "Spiders in natural pest control: a review". *Journal of Applied Entomology*, 103: 321-339.
- Odum, E., 1985, "Trends expected in stressed ecosystems", *BioScience* 35(7): 419-421.
- Papavizas, G. C., 1981, *Biological control in crop production*, Beltsville Symposia in agricultural research, Londres, Allanheld, Osmun Pub., 461 p.
- Parrella, M. L., 1990, "Biological pest control in ornamentals: status and perspectives", *SRPWPRS Bull*, XIII/5: 161-168.

- Patterson, R. S., P. G. Koehler, R. B. Morgan y R. L. Harris, 1981, *Status of biological control of fifth flies*, Louisiana, Nueva Orleans, USDA/ SEA publication.
- Perfecto, I., 1990, "Ants (Hymenoptera: Formicidae) as natural control agents of pests in irrigated maize in Nicaragua", *Journal of Economic Entomology*, 84: 65-70.
- Petersen, J. J., 1986, "Augmentation of early season releases of filth fly (Diptera: Muscidae) parasites (Hymenoptera: Pteromalidae) with freeze killed hosts", *Environ. Entomol.*, 15: 590-593.
- , 1975, Development and fecundity of *Reesimermis neilseni*, a nematode parasite of mosquitoes, *J. Nematol.*, 7: 211-214.
- Pickett, A. D., 1965, "The influence of spray programs on the fauna of apple orchards in Nova Scotia", *Canadian Entomologist*, XIV, Supplement to II. Oystershell scale, *Lepidosaphes ulmi*, 97: 816-821.
- Pickett, S. T. A. y P. S. White, eds., 1985, *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*, San Diego, Academic Press.
- Pickett, C. H. y R. L. Bugg, 1998, *Enhancing biological control: habitat management to promote natural enemies of agricultural pests*, Berkeley, University of California Press, 422 pp.
- Pickett, C. H. y R. L. Bugg, 1998, *Enhancing biological control: habitat management to promote natural enemies of agricultural pests*, Berkeley, University of California Press, 422 p.
- Pimentel, D. y J. H. Perkins, 1980, *Pest control: cultural and environmental aspects*, AAAS Selected Symposium 43, Boulder, Westview Press.
- Poinar, G. O., 1986, "Entomophagous nematodes", en: Franz, J. M., ed., *Biological plant and health protection, biological control of plant pests and vectors of human and animal diseases*, pp. 95-121.
- Poinar, G. O. Jr, 1979, *Nematodes for biological control of insects*, Boca Ratón, CRC Press.
- Poinar, G. O. Jr., R. Hess y G. M. Thomas, 1980, "Isolation of defective bacteriophages from *Xenorhabdus* spp.(Enterobacteriaceae)", *IRCS Med. Sci. Microbiol. Parasitol. Infect. Dis.* 8: 141.
- Pointer, J. P. y F. McCullough, 1989, "Biological control of the snails hosts of *Schistosoma mansoni* in the Caribbean area using *Thiara* spp.", *Acta Tropica*, 46: 147-155.
- Prescott, H. W, 1960, "Suppression of grasshoppers by nemestrinid parasites (Diptera)", *Annals of the Entomological Society of America*, 53: 513-521.
- Price, P. W., 1984, "Semiochemicals in evolutionary time", en: Nordlund, D. A., R. L. Jones y W. J. Lewis, eds., *Semiochemicals: their role in pest control*, Nueva York, Wiley y Sons, pp. 251-279.
- Price, P.W., 1981, "Relevance of ecological concepts to practical biological control", en: G. C. Papavizas, ed., *Biological Control in Crop Production. BARC Symposium V*, Allenheld, Osmun, Totowa, pp. 3-19.
- Pye, A. E. y Burman, 1981, "*Neoplectana carpocapsae*. Nematode accumulations on chemical and bacterial gradients", *Exp. Parasitol.*, 51: 13-20.
- Rabb, R. L., R. E. Stinner y R. Van den Bosch, 1976, "Conservation and augmentation of natural enemies", en: Huffaker, C. B. y P. S. Messenger, eds., *Theory and Practice of Biological Control*, Nueva York, Academic Press, pp. 233-253.
- Read, D. C., 1962, "Notes on the life history of *Aleochara bilineata* (Coleoptera: Staphylinidae) and on its potential value as a control agent for the cabbage maggot, *Hylemya brassicae* (Diptera: Anthomyiidae)", *Canadian Entomologist*, 94: 417-424.
- Reardon, R. C., 1981, "Alternative controls, 6.1 parasites", en: Doane, C. C. y M. I. McManus, eds., *The gypsy moth: research toward integrated pest management*, U.S. Forest Service Technical Bulletin N.º 1584, Washington, United States Department of Agriculture, pp. 299-421.
- Reice, S. R., 1994, "Nonequilibrium determinants of biological community structure", *Am. Scientist*, 82: 424-435.
- Reinjets, C., B. Haverkort, A. Waters-Bayer, 1992, *Farming for the future*, Londres, MacMillan.
- Ridgway, R. L. y S. L. Jones, 1969, "Inundative releases of *Chrysopa carnea* for control of *Heliothis* on cotton", *Journal of Economic Entomology*, 62: 177-180.
- Ridgway, R. L. y S. B. Vinson, 1977, *Biological control by augmentation of natural enemies*, Nueva York, Plenum Press.
- Riechert, S. E. y T. Lockley, 1984, "Spiders as biological control agents", *Annual Review of Entomology*, 29: 299-320.
- Riechert, S. E y L. Bishop, 1990, "Prey control by an assemblage of generalist predators: Spiders in garden test systems", *Ecology*, 71: 1.441-1.450.

- Risch, S. J., D. Andow y M. A. Altieri, 1983, "Agroecosystem diversity and pest control: data, tentative conclusions, and new research directions", *Environmental Entomology*, 12: 625-629.
- Rissler, J. y M. Mellon, 1996, *The ecological risks of engineered crops*, Cambridge, MIT Press.
- Robinson, G. R., R. D. Holt, M. S. Gaines, S. P. Hamburg, M. L. Johnson, H. S. Fitch y E. A. Martinko, 1992, "Diverse and contrasting effects of habitat fragmentation", *Science*, 257: 524-526.
- Roland, J., W. G. Evans y J. H. Myers, 1989, "Manipulation of oviposition patterns of the parasitoid *Cyzenis albicans* (Tachinidae) in the field using plant extracts", *Journal of Insect Behavior*, 2: 487-503.
- Root, R. B., 1973, "Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*)", *Ecological Monographs*, 43: 95-124.
- Rosen, D. y P. DeBach, 1979, *Species of Aphitis of the world (Hymenoptera: Aphelinidae)*, Jerusalem, and Junk, The Hague, The Netherlands, Israel Universities Press.
- Rosset, P. y M. Benjamin, 1994, *The greening of the revolution: Cuba's experiment with organic agriculture*, Melbourne, Australia, Ocean Press.
- , 1993, *Two steps backward, one step forward: Cuba's nationwide experiment with organic agriculture* Global exchange, San Francisco.
- Ruth, J. y E. F. Dwumfour, 1989, "Laboratory studies on the stability of some aphid species as prey for the predatory flower bug *Anthocoris gallarum-ulmi* (Hemiptera: Anthocoridae)", *Journal of Applied Entomology*, 108: 321-327.
- Ryszkowski, L., J. Karg, G. Margarit, M. G. Paoletti y R. Zlotin, 1993, "Above-ground insect biomass in agricultural landscapes of Europe", en: Bunce, R. G. H., L. Ryszkowski y M. G. Paoletti, eds., *Landscape ecology and agroecosystems*, Boca Ratón: Lewis Publ., pp. 71-82.
- Sabelis, M. W., 1992, "Predatory arthropods", en: Crawley, M. J., ed. *Natural enemies: the population biology of predators, parasites and diseases*, Londres, Blackwell Science Publishers, pp. 225-264.
- Samways, M. J., 1979, "Bacterial pest management in Brazil", *Outl. Agric.*, 10: 78-84.
- Settle, W. H. y L. T. Wilson, 1990, "Variation by the variegated leafhopper and biotic interactions: parasitism, competition, and apparent competition", *Ecology*, 71(4): 1.461-1.470.
- , 1990, "Variation by the variegated leafhopper and biotic interactions: parasitism, competition, and apparent competition", *Ecology*, 71(4): 1.461-1.470.
- Schonbeck, H., 1988, "Biological control of aphids on wild cherry", *Allgemeine Fortzeitschrift*, 34: 944.
- Schroth, M. N. y J. G. Hancock, 1985, "Soil antagonists and IPM systems", en: Hoy, M. A. y D. C. Herzog, ed., *Biological control in Agricultural IPM systems*, Nueva York, Academic Press, pp. 415-431.
- Singer, S., 1987, "Current status of the microbial larvicide *Bacillus sphaericus*", en: Maramorosch, K, ed., *Biotechnology in invertebrate pathology and cell culture*, Nueva York, Academic Press, pp. 133-163.
- , 1990, "Introduction to the study of *Bacillus sphaericus* as a mosquito control agent", en: Barjac, H. y D. J. Sutherland, eds., *Bacterial control of mosquitoes and blackflies: biochemistry, genetics and applications of Bacillus thuringiensis and Bacillus sphaericus*, Nueva Jersey, New Brunswick, Rutgers University Press, pp. 221-227.
- Singleton, G. R. y H. I. McCallum, 1990, "The potential of *Capillaria hepatica* to control mouse plagues", *Parasitology Today*, 6(6): 190-193.
- Sjogren, R. D. y E. F. Legner, 1989, "Survival of the mosquito predator *Notonecta unifasciata* (Hemiptera: Notonectidae) embryos at low thermal gradients", *Entomophaga*, 34: 201-208.
- Sorensen, J. T., D. N. Kinn y R. L. Douth, 1983, "Biological observations on *Bdella longicornis*: a predatory mite in California vineyards (Acari: Bdellidae)", *Entomography*, 2: 297-305.
- Southwood, T. R. E. y Way, M. J., 1970, "Ecological background to pest management", en: Rabb, R. L. y F. E. Guthrie, eds., *Concepts of pest management*, Raleigh, North Carolina State University, pp. 6-29.
- Steinhaus, E. A., 1963, *Insect pathology, an advanced treatise*, Nueva York, Academic Press.
- Stern, V. R., R. Van den Bosch, T. F. Leigh, O. D. McCutcheon, W. R. Sallee, C. E. Houston y M. J. Garber, 1967, *Lygus control by strip cutting alfalfa*, University of California Agricultural Extension Service, AXT- 241, p. 13.
- Stern, V. M., A. Mueller, V. Sevacharian y M. Way, 1969, "Lygus bug control in cotton through alfalfa interplanting", *California Agriculture*, 23(2) :8-10.
- Stirling, G. R., 1991, *Biological control of plant parasitic nematodes: progress, problems and prospects*, Wallingford, Oxon, G. B, Commonwealth Agricultural Bureaux International.

- Sundby, R. A. y G. Taksdal, 1969, "Surveys of parasites of *Hylemya brassicae* and *H. floralis* (Fallen) (Diptera: Muscidae) in Norway", *Norfs Entomologisk Tidsskift*, 16: 97-106.
- s. a., 1995, Directory of least-toxic pest control products, *IPM Practitioner* 17 11/12): 1-48, (This reference manual provides a complete listing of the biological control products available worldwide, and can be ordered for \$10 from: BIRC, P.O. Box 7414, Berkeley, CA 94707).
- Tabashnik, B. E., N. L. Cushing, N. Finson y M. W. Johnson, 1990, "Field development of resistance to *Bacillus thuringiensis* in diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae)", *Journal of Economic Entomology*, 83: 1.671-1.676.
- Tanada, Y. y H. K. Kaya., 1993, *Insect pathology*, San Diego, California, Academic Press.
- Tauber, C. A. y P. A. Adams, 1990, "Systematics of the Neuropteroidea: present status and future needs", en: Kosztarab, M. y C. W. Schaefer, eds., *Systematics of the North American Insects and Arachnids: Status and Needs*, Virginia Agricultural Experiment Station Information Series 90-91, Virginia Polytechnic Institute and State University, Blacksburg, pp. 151-164.
- Tauber, M. J., C. A. Tauber y S. Gardescu, 1993, "Prolonged storage of *Crysoberla carnea* (Neuropeta: Chrysopidae)", *Environmental Entomology*, 22: 843-848.
- Taylor, J. N., W. R. Courtenay, Jr. y J. A. McCann, 1984, "Known impacts of exotic fishes in the Continental United States", en: Courtenay, W. R. y J. R. Stauffer Jr., eds., *Distribution, biology and management of exotic fishes*, Baltimore, Maryland, John Hopkins University Press, pp. 322-373.
- Thies, C. y T. Tschardtke, 1999, "Landscape structure and biological control in agroecosystems", *Science*, 285: 893-895.
- Thoms, E. M. y W. H. Robinson, 1987, "Potential of the cockroach oothecal parasite *Prosevania punctat* (Hymenoptera: Evanidae) as a biological control agent for the oriental cockroach (Orthoptera: Blattellidae)", *Environmental Entomology*, 16: 938-944.
- Tilman, D.; D. Wedin y J. Knops, 1996, "Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems", *Nature*, 379: 718-720.
- Timper, P. H., K. Kaya y R. G. Angler, 1988, "Dispersal of the entomogenous nematode *Steinernema feltiae* (Rhabditida: Steinernematidae) by infected adult insects", *Environ Entomol*, 17: 546.
- Tracewski, K. T., P. C. Johnson y A. T. Eaton, 1984, "Relative densities of predaceous Diptera (Cecidomyiidae, Chamaemyiidae, Syrphidae) and their apple aphid prey in New Hampshire, EE.UU., apple orchards", *Protection Ecology*, 6: 199-207.
- Tweeten, K. A., Bulla, L.A. y Consigli, R.A., 1981, "Applied and molecular aspects of insect granulosis viruses", *Microbiological Reviews*, 45, 379-408.
- Vaeck, M. A. Reynaerts, H. Hofte, S. Jansens, M. de Beuckeleer, C. Dean, M. Zabeau, M. van Montagu y J. Leemans, 1987, "Transgenic plants protected from insect attack", *Nature*, 328 (6125): 33-37.
- Van den Bosch, R. y A. D. Telford, 1964, "Environmental modification and biological control", en: DeBach, P., ed., *Biological control of insect pests and weeds*, Londres, Chapman and Hall, pp. 459-488.
- Van den Bosch, R. y P. S. Messenger, 1973, *Biological control*, Nueva York, Intext Educational Publishers.
- Van den Bosch, R., P. S. Messenger y A. P. Gutiérrez, 1982, *An introduction to biological control*, Nueva York y Londres, Plenum Press, 247 p.
- Vandermeer, J., 1995, The ecological basis of alternative agriculture, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 26: 201-224.
- _____, 1989, *The ecology of intercropping*, Cambridge, G.B, Cambridge Univ. Press.
- Vandermeer, J. y I. Perfecto, 1995, *Breakfast of biodiversity: the truth about rainforest destruction*, Oakland, Food First Books.
- Van Driesche, R. G. y T. S. Bellow, 1996, *Biological control*, Nueva York, Chapman and Hall.
- Van Emden, H. F., 1990, "Plant diversity and natural enemy efficiency in agroecosystems", en: MacKauer, M., L. Ehler, y J. Roland, eds., *Critical issues in biological control*, Andover, Intercept, pp. 63-80.
- _____, 1966, "Studies on the relations of insect and host plant. III. A comparison of the reproduction of *Brevicoryne brassicae* and *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae) on brussels sprout plants supplied with different rates of nitrogen and potassium", *Entomological Experiments Applied*, 9: 444-460.
- _____, 1965, "The role of uncultivated land in the biology of crop pests and beneficial insects", *Scientific Horticulture*, 17: 121-126.
- Van Emden, H. F. y G. F. Williams, 1974, "Insect stability and diversity in agroecosystems", *Annual Review Entomology*, 19: 455-475.
- Van Lenteren, J. C., 1989, "Implementation and commercialization of biological control in west Europe,"

- en: *International Symposium on Biological Control Implementation*, Proceedings and Abstracts, North American Plant Protection Organization, Bulletin N.º 6, pp. 50-70.
- Varley, G. C., G. R. Gradwell y M. P. Hassell, 1973, *Insect population ecology*, Oxford, Blackwell.
- Volterra, V., 1926, "Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically", *Nature*, 118: 558-560.
- Waage, J. K. y D. Greathead, 1986, *Insect parasitoids*, Londres, Academic Press.
- Wallace, M. M. H., 1981, "Tackling the lucerne flea and red-legged earth mite", *Journal of Agriculture*, Western Australia, 22: 72-74.
- , 1954, "The effect of DDT and BHC on the population of the lucerne flea, *Sminthurus viridis* (L.) (Collembola), and its control by predatory mites, *Biscirus* spp (Bdellidae)", *Australian Journal of Agricultural Research*, 5: 148-155.
- Waterhouse, D. F. y K. R. Norris, 1987, *Biological control, pacific prospects*, Melbourne, Australia, Inkata Press.
- Waterhouse, G. M., 1973, "Entomophthoralesen", en: Ainsworth, G. C., F. K. Sparrow y A. S. Sussman, eds., *The Fungi: an advanced treatise*, vol 4b, Nueva York, Academic Press, pp. 219-229.
- Welch, H. E. y L. J. Briand, 1961, "Field experiment on the use of nematode for the control of vegetable crop insects", *Proc. Entomol. Soc.*, 91: 197-202.
- Whitcomb, W. H., 1981, "The use of predators in insect control", en: Pimentel, ed., *CRS Hand book of pest Management in Agr*, vol II, Boca Ratón, Florida. Whitcomb, W.H. y K.O. Bell, 1964, *Predaceous insects, spiders and mites in Arkansas cotton fields*, Ark. Agric. Exp. Sta. Bull.
- Whittaker, J. B., 1973, "Density regulation in population of *Philaenus spumarius* (Homoptera: Cercopidae)", *Journal of Animal Ecology*, 42: 163-172.
- Wilding, N., 1981, "The effect of introducing aphid pathogenic Entomophthoraceae into field populations of *Aphis fabae*", *Ann. Appl. Biol.*, 99: 11-23.
- Wilson, F., 1960, "A review of the biological control of insects and weeds in Australia and Australian New Guinea. Commonwealth Institute of Biological Control", *Technical Communication*, 1: 1-102.
- Wojcik, D. P., 1989, "Behavioral interaction between ants and their parasites", *Florida Entomologist*, 72: 43-51.
- Wolfe, M., 2000, "Crop strength through diversity", *Nature*, 406: 681-682.
- Womersley, Ch. Z., 1990, "Dehydration survival and anhydrobiotic potential", en: R. Gangler y H. K. Kaya, eds., *Entomopathogenic nematodes in biological control*, Boca Ratón, Florida, CRC Press, pp.117-138.
- Woolhouse, M. E. J. y R. Harmsen, 1984, "The mite complex on the foliage of a pesticide-free apple orchard: Population dynamics and habitat associations", *Proceedings of Entomological Society of Ontario*, 115: 1-11.
- Wraight, S. P., D. Molloy y H. Jammback, 1981, "Efficacy of *Bacillus sphaericus* strain 1593 against the four instars of laboratory reared and field collected *Culex pipiens pipiens* and laboratory reared *Culex salinarius*", *Canadian Entomologist*, 113: 379-386.
- Wraight, S. P. y R. I. Carruthers, 1999, "Production, delivery, and use of mycoinsecticides for control of insect pests of field crops", en: Hall, F. R. y J. J. Menn, eds., *Methods in Biotechnology*, vol. 5: Biopesticides: Use and Delivery. Humana Press, Totowa, NJ, pp. 233-269.
- Wright, R. J., M. G. Villani y F. Agudelo-Silva, 1988, "Stiner nematid and heterorhabditid nematodes for control of larval European chafers and Japanese beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) in potted yew", *Journal of Economic Entomology*, 81: 152-157.
- Zelanzny, B., A. Lolong y A. M. Crawford, 1990, "Introduction and field comparison of baculovirus strains against *Oryctes rhinoceros* (Coleoptera: Scarabaeidae) in Maldives", *Environmental Entomology*, 19: 1.115-1.121.
- Zelanzny, B., A. Lolong, B. Pattang, 1992, "*Oryctes rhinoceros* (Coleoptera: Scarabaeidae) populations suppressed by a baculovirus", *Journal of invertebrate Pathology*, 59: 61-68.
- Zhi-Qiang Zhang, 1992, "The use of beneficial birds for biological control in China", *Biocontrol News and Information*, 13 (1): 11N-16N.
- Zhu, Y., H. Fen, Y. Wang, Y. Li, J. Chen, L. Hu y C. C. Mundt, 2000, "Genetic diversity and disease control in rice", *Nature*, 406: 718-772.

Anexo

Protocolo de monitoreo para inspecciones visuales de campo

1. Evalúe los agroecosistemas sistemática y periódicamente.
 - a. Frecuencia: una por semana; dos por semana durante el pico de la estación de crecimiento del cultivo.
 - b. Tiempo del día para monitorear: preferible en las horas de la mañana
 - c. Cultivos vegetales.
 - Camine sobre las hileras y observe ambos lados de las hojas en algunas plantas. Colecte las muestras e identifique.
 - Remueva las plantas enfermas y examine el sistema radicular para observar posible acción de insectos o patógenos del suelo. Colecte e identifique las muestras.
 - e. Huertos de frutales.
 - Observe el tronco en busca de daños.
 - Observe los frutos en busca de cicatrices o puntos de entrada. Colecte muestras e identifique.
 - Observe el interior de frutas caídas para observar presencia de insectos. Colecte e identifique.
 - Siempre examine ambos lados de las hojas en cada lado del árbol.
 - f. Tubérculos.
 - Observe el suelo antes de sembrar los primeros 10 cm, introduzca sus dedos para buscar pequeños insectos. Colecte e identifique las muestras.
2. Evalúe y anote la siguiente información.
 - a. Fecha, hora, cultivo y condiciones ambientales durante el muestreo.
 - b. ¿Se está haciendo el manejo adecuado?
 - c. Número de plagas observadas.
 - d. Cantidad y tipo de daño.
 - e. Presencia y número de enemigos naturales.

- f. Evidencia de parasitismo o predación.
- g. Estado de desarrollo del cultivo.
- h. Acciones de manejo tomadas.
- 3. Técnicas de muestreo de artrópodos.
 - a. Trampas.
 - Trampas con feromonas.
 - Trampas pegajosas.
 - Trampas de luz.
 - Trampas *pitfall*.
 - b. Captura de insectos.
 - Red entomológica.
 - Aspiradores.
 - Sacudido de plantas sobre una sabana de color blanco.
- 4. Material de muestreo.
 - a. Red entomológica.
 - b. Aspiradores de insectos.
 - c. Alcohol para preservar insectos.

Preguntas claves para el estudio del control biológico de plagas

1. ¿Cómo se diferencia el control natural que se observa espontáneamente del control biológico?
2. ¿Por qué un insecto u ácaro no es plaga en su hábitat nativo?
3. ¿Por qué algunos insectos se transforman en plagas cuando se introducen en un lugar exótico?
4. ¿En qué aspectos se diferencia un depredador de un parasitoide?
5. Compare los roles de los depredadores generalistas, los parasitoides y los entomopatógenos en el control biológico de insectos plagas.
6. ¿Cuáles son las diferencias entre control biológico clásico y control biológico por aumentación?
7. Especule sobre el potencial para el futuro del control biológico de plagas en su región a por medio de a) conservación, b) aumentación, y c) importación.
8. ¿Existe algún ejemplo de control biológico clásico en su país? Describa este ejemplo.
9. ¿Qué evidencia se conoce o se requiere sobre los impactos ambientales de la importación de enemigos naturales? ¿Podría ser esto una limitación importante para el futuro del control biológico?
10. ¿Cómo se distingue entre liberaciones inoculativas e inundativas?
11. Discuta los desafíos y las limitaciones del control biológico por aumentación.
12. ¿Conoce experiencias en su país donde se hayan realizado liberaciones masivas de insectos benéficos para el control de plagas específicas? Describa estas experiencias y su nivel de impacto.
13. ¿En qué consiste el control biológico por conservación?

14. ¿Por qué algunos sistemas agrícolas son susceptibles a invasiones de plagas insectiles?
15. ¿Cuáles son los componentes esenciales de un programa ecológico de manejo de plagas?
16. Describa cinco prácticas que se usan en programas de manejo ecológico de plagas para prevenir el crecimiento poblacional de una plaga por encima del nivel económico de daño.
17. Describa el protocolo que usaría para monitorear insectos/artrópodos plaga y enemigos naturales.
18. Liste cinco artrópodos plaga y el cultivo atacado en su región. ¿Qué opciones de controles físico, químico, cultural y biológico están disponibles para estas plagas?
19. Como un experto nuevo en el control biológico de plagas de un área determinada de su país, usted se enfrenta a un problema particular de plaga, por ejemplo, un pseudococcidae en un sistema de producción de pinas. Argumente, ¿qué pasos deberían tomarse para controlar este problema de plagas y cuáles aspectos del proyecto serían los más importantes?
20. ¿Qué se entiende por manejo de hábitat? Y, ¿por qué es importante para incrementar enemigos naturales?
21. ¿Qué factores debe considerar para el diseño y manejo de sistemas agrícolas de manera que estos sistemas mantengan poblaciones abundantes de enemigos naturales?
22. ¿Cuál es la conexión entre diversidad y la regulación de plagas en un agroecosistema?
23. Describa algunas formas de diversificación del agroecosistema que promuevan con éxito el control biológico de plagas.
24. ¿Cómo podría una vegetación diferente al cultivo ayudar a manejar las plagas? ¿Cómo podría ser perjudicial esta vegetación? Mencione cinco plantas diferentes al cultivo que los agricultores usan en su región con el propósito de incrementar el control biológico. ¿Cómo sirve cada una de estas plantas para mejorar el control biológico?

Ejercicios de campo

Ejercicio 1. Nivel económico de daño y acción: para la toma de decisiones

El nivel económico de daño lo brinda la densidad de la población (N.º de plaga/unidad de área) que está causando daño económico, por tanto, necesita ser controlada.

El nivel económico de daño, sin embargo, es sólo una guía parcial para la toma de decisiones, pues cambia al igual que cambia el precio de los cultivos y el control de plagas. Existen otros factores que necesariamente deben tenerse en cuenta en la toma de decisiones, como: la presencia de enemigos naturales, los costos, el clima, etc.

La pregunta más importante que muchos agricultores se plantean es: ¿debo esperar hasta que este nivel económico de daño se alcance para tomar una acción?

Por esto, debe realizarse un análisis de riesgo como parte de la toma de decisiones una vez se alcance el nivel económico de daño. ¿Qué pasa si no se aplican pesticidas? ¿Qué pasa si se aplican los insecticidas? ¿Existen suficientes enemigos naturales en el campo? ¿Cambiará el tiempo esta semana? ¿Habrá más oportunidades para controlar el problema?

Las repuestas a estas preguntas y la determinación de qué se debe hacer, se inicia con el entendimiento del ecosistema. Comprender las interacciones entre el clima, las plantas, los herbívoros y los enemigos naturales permite predecir qué resultados se obtendrán. Para una persona con más experiencia, la habilidad para adivinar el resultado depende tanto del entendimiento del ecosistema como de la experiencia con situaciones similares.

En esta actividad se desarrollarán diferentes escenarios con varias características. Esto se usará para evaluar el conocimiento que usted tiene de las interacciones del ecosistema para determinar los riesgos y los posibles resultados en el futuro.

El análisis de los sistemas incrementará sus habilidades para la toma de decisiones.

Objetivo

Determinar el riesgo relativo en un campo dado, asumiendo que se ha alcanzado el nivel económico de plagas.

Tiempo requerido: 120 minutos.

Materiales: papelógrafo, papel y marcadores.

Método (para grupos de cinco personas)

1. Copie la tabla 6.1 en su papel

Tabla A.1. Ejercicio de campo

<i>Factor</i>	<i>Impar</i>	<i>Par</i>
Enemigos naturales	Muchos	Ninguno
Variedad	Resistente	Susceptible
Clima	Soleado, seco	Nublado, lluvioso
Plagas inmigrantes	Algunos	Muchos
Edad de los insectos	Estados jóvenes	Adultos viejos
Enfermedades	Pocas	Muchas
Sistema	Diversificado	Monocultivo

2. En el próximo paso se elige una especie de insecto. Cada grupo selecciona un insecto plaga diferente.

3. Cada persona ahora debe elegir al azar 2 números, que tengan 7 dígitos. Escriba los números en un papel.

4. Ahora usted crea las características. Tome el número y describa el futuro usando cada dígito para elegir la condición de cada factor en la tabla. Si el primer dígito es impar, en su futuro usted tendrá muchos enemigos naturales. Si el segundo dígito es impar, usted tendrá una variedad resistente. Si el segundo dígito es par, su variedad es susceptible.

5. Use su número para determinar el futuro de su sistema. Ahora cada persona analiza qué haría acerca del problema de plagas que ha alcanzado el nivel económico de daño, ya que ella tomará la decisión.

Preguntas

1. ¿Qué otra información es útil para la toma de decisiones?
2. ¿“No hacer nada” constituye un tipo de acción?
3. ¿“Observar otra vez en una semana” representa una mejor acción?
4. ¿Qué combinaciones de números pares e impares son posibles para decir que “observar una vez más la próxima semana” representa una buena acción?

Ejercicio 2. Funciones ecológicas de los organismos

Las interacciones en un ecosistema pueden ser muy complejas y envolver típicamente a diferentes niveles tróficos y a varias especies de plantas, herbívoros y enemigos naturales.

El primer nivel trófico es el “productor”: las plantas, que incluyen cultivos y malezas presentes en el sistema.

El segundo nivel trófico son los organismos que se alimentan de las plantas: herbívoros, enfermedades; éstas se conocen usualmente como *plagas*, sin embargo, deben definirse por sus niveles poblacionales y no sólo por su función. Hay muchos herbívoros neutros que son polinizadores o sirven de alimento alternativo a los enemigos naturales.

El tercer nivel trófico son los organismos que se alimentan del segundo nivel trófico. Estos incluyen arañas, predadores, parasitoides, virus, hongos y bacterias que atacan insectos. Estos organismos se conocen comúnmente como *enemigos naturales*. Preservarlos es importante para mantener el segundo nivel trófico a un nivel que no cause daño al sistema agrícola.

El cuarto nivel trófico son los descomponedores. Aquí se incluyen bacterias, hongos e insectos que se alimentan sobre plantas muertas, insectos, arañas, etc. que se encuentran en el ecosistema. Estos organismos son importantes en el reciclaje de nutrientes en el sistema y pueden servir también como alimento para los enemigos naturales.

En esta actividad se pretende definir las diferentes funciones de los organismos encontrados en el agroecosistema.

Objetivo

Después de esta actividad usted podrá identificar la función de cada espécimen encontrado en el agroecosistema.

Tiempo requerido: 90 minutos.

Materiales: agroecosistema, bolsas plásticas, alcohol, pegante, marcadores y papelógrafo.

Método

1. En grupos de 3 o 4 personas seleccionen un agroecosistema determinado.
2. Cada grupo colecta lo máximo que pueda de los diferentes grupos de organismos presentes en el agroecosistema. Incluya plantas, plantas con enfermedades, insectos, arañas, etc. Coleccione en el cultivo y también en las malezas y otra vegetación presente. Observe la fauna del suelo.
3. Regrese al área de estudio, adicione alcohol a la bolsa plástica, sacúdala de modo que los insectos y las arañas mueran.
4. Cuente y separe por grupo funcional en el agroecosistema los organismos colectados. Colóquelos luego en los niveles correspondientes: plantas como nivel trófico 1, herbívoros en el nivel 2, enemigos naturales en el nivel 3 y descomponedores o hiperparasitoides en el nivel 4. Péguelos en el papelógrafo. Si no conoce la función de algunos de los organismos colectados, péguelos en una columna llamada “desconocidos”, para posteriormente con el grupo entero tratar de identificarlos.
5. Cuente el total de enemigos naturales, insectos neutros e insectos plagas y determine el porcentaje de cada grupo funcional en relación con el total. Realice un diagrama tipo torta que muestre las proporciones.
6. Construya las redes y cadenas tróficas.

Preguntas

1. ¿Existen suficientes especies en cada nivel del agroecosistema? ¿Son abundantes?
2. ¿Son las plantas encontradas diferentes al cultivo realmente “malezas”? ¿Por qué sí? o ¿por qué no?
3. ¿Pueden todos los insectos encontrados denominarse plagas?
4. ¿De los organismos encontrados muchos fueron del nivel 4?
5. Presente los especímenes a los otros grupos y describa la función y la relación entre cada nivel. Use la descripción de las funciones, por ejemplo: “Éste es un insecto que se alimenta del cultivo. Este insecto realmente no es un problema hasta que se hallan muchos. Existen muchas enemigos naturales que pueden atacar a este insecto, como arañas y parasitoides”. “Ésta es una araña que se alimenta de insectos y es benéfica en el sistema. Suele denominarse cazadora porque se mueve rápido en el campo en busca de insectos”.
6. ¿Son las cadenas tróficas lineares o complejas? Explique por qué.

Ejercicio 3. Factores que deben considerarse en la toma de decisiones en el manejo ecológico de plagas

Tabla A.2 Ejercicio: características de la plaga

1. Daño actual o potencial	Sí	No
Alto		
Medio		
Bajo		
2. Efecto sobre la planta	Sí	No
Cosmético		
Afecta la calidad		
Potencialmente mortal		
3. Parte afectada	Sí	No
Hojas		
Tallos		
Frutos		
Raíces		
4. Plagas presentes en la planta	Sí	No
Una especie		
Dos especies		
Tres o más especies		
5. Nivel poblacional o nivel de infestación	Sí	No
Bajo (estático o decreciendo)		
Medio (incrementándose lentamente)		
Alto (incrementándose rápidamente)		
6. Época del año (según la estación, rápido o lento)	Sí	No
Invierno o época lluviosa		
Verano o época seca		
Primavera u otoño		
7. Rango de hospederos	Sí	No
Planta atacada es preferida (crecimiento poblacional rápido)		
Planta atacada no preferida (crecimiento poblacional lento)		
Ataca a una especie de planta		
Ataca a varias especies de plantas		
8. Dispersión (peligro de expansión de la plaga)	Sí	No
Plaga móvil		
Plaga sedentaria		
Dispersión por el viento		
Dispersión por vuelo		
Recorre trechos largos		
Recorre trechos cortos		
Proximidad de otras plantas o campos afectados		

Tabla A.3 Ejercicio: características del cultivo

	Sí	No
1. Factores que afectan la susceptibilidad de la planta		
Estrés hídrico		
Polvo (ácaros)		
Deficiencia		
Variedad resistente		
Variedad susceptible		
Fertilización química		
Fertilización orgánica		
Exceso nutricional (vigor)		
2. Enemigos naturales	Sí	No
Una especie de enemigo natural		
Muchas especies de enemigos naturales		
Poca abundancia de cada especie		
Mucha abundancia de cada especie		
Solo predadores presentes		
Solo parasitoides presentes		
Combinación de ambos		
Se detectan plagas con enfermedades (entomopatógenos)		

Tabla A.4 Ejercicio: características de la infraestructura ecológica

	Sí	No
1. Factores de hábitat		
Monocultivo		
Policultivo		
Rotación		
Presencia de flores		
Campo rodeado de vegetación natural		
Rodeado de otros campos		
2. Pesticidas		
Se usan		
Se usan parcialmente		
No se usan		
Uso de biopesticidas (microbiales, botánicos)		

Evaluación

Cuente el número de respuestas que contestó no. Si el total es 8 o más, usted debe iniciar un programa ecológico de manejo de plagas. Si usted contestó 8 o más respuestas sí el programa que se caracteriza por un incremento de la biodiversidad en el sistema puede servir para disminuir las pocas poblaciones de plagas que tiene en el sistema. Si sus respuestas son balanceadas entre sí y no, trate un programa que balancee y reduzca aún más los problemas de plagas, podría ser una introducción de enemigos naturales al sistema, eliminación radical de insecticidas, diversidad, etc.

Escala

Más de 40 no: el sistema está en balance, no requiere mayor acción.

De 30 a 40 no: el sistema requiere optimizar el manejo ecológico de plagas (MEP).

De 20 a 30 no: el sistema requiere modificaciones agroecológicas fuertes

De menos de 20 no: se requiere MIP y cambio total de manejo.

Ejercicio 4. Determine la diferencia entre prácticas y procesos y cómo se relacionan

Tabla A.5 Prácticas y procesos en el sistema

<i>Práctica o técnica</i>	<i>Procesos</i>
1. Policultivos	Acumulación de materia orgánica
2. Cultivo de cobertura	Biología del suelo
3. Rotaciones	Reciclaje de nutrientes (balance de nutrientes)
4. Mezcla de variedades	Regulación biológica de insectos plaga
5. Barreras vivas	Supresión de enfermedades
6. Labranza mínima	Supresión de malezas (alelopatía/competencia)
7. Liberación de enemigos naturales	Rendimiento estable (productividad)
8. Biofertilizantes	Conservación de agua
9. Biopesticidas	Conservación de recursos genéticos
10. Integración animal	Conservación y recuperación de suelos
11. Agroforestería	
12. Bordes/franjas de infiltración	
13. Corredores biológicos	
14. Abonos verdes	
15. Curvas de nivel	
16. Zanjas de infiltración	
17. Terrazas	

Escoja el número de la práctica que fomenta diferentes procesos en el sistema y coloque el número enfrente de los procesos descritos (para cada proceso, existe más de una práctica).

Ejercicio 5. Mapeo de la biodiversidad en los agroecosistemas: estructura, interacciones y cadenas tróficas

Estructura, diversidad e interacciones del agroecosistema

1. Definir y delimitar el agroecosistema que se mapeará y analizará.
2. Examinar las características y la distribución espacial del agroecosistema.
3. Recorrer y observar el sistema detalladamente, poner atención a los componentes (suelo, cultivos, otra vegetación, etc.), su arreglo o estructura y su dinámica.

Este proceso puede incluir un mapeo ligero, identificación de especies, tipos y usos de cultivos, otra vegetación presente y su uso o rol, animales presentes, tipo de suelo, pendiente, identificación de estructuras tipo bordes o quebradas, y el entorno del agroecosistema.

4. Mapear el agroecosistema y sus componentes con más detalles y trazar líneas que sugieran conexiones entre componentes. ¿Qué sucedería si se eliminara un componente determinado (por ejemplo, malezas) del sistema? ¿Cuán frecuentemente considera estas conexiones para decidir el manejo que se da al sistema?

5. ¿Considera al agroecosistema diverso y con conexiones complejas? ¿Qué modificaciones de manejo sugeriría para tornar al sistema más diverso y complejo y por qué?

Diversidad e interacciones de la entomofauna

1. Colecte insectos y arañas con la red entomológica u otros medios (trampas, observación directa, etc.) y anote de dónde provienen (cultivo, malezas, vegetación de bordes, etc.). ¿Cuántas especies observa? ¿Hay especies más dominantes?

2. Agrupe los insectos colectados en cada área (cultivo, malezas, etc.), anote su familias y los estados de vida en que se encuentran (huevos, ninfas, larvas, adultos).

3. Clasifique los insectos colectados de acuerdo con grupos funcionales: herbívoros plaga, herbívoros neutrales, polinizadores, predadores, parasitoides y descomponedores o detritófagos.

4. Construya un gráfico tipo torta destacando las proporciones de cada grupo trófico en el cultivo, en las malezas o en el agroecosistema como un todo. ¿Qué consecuencias tiene lo que usted observa en los gráficos?

5. Trate de estimar la abundancia y distribución espacial de los grupos funcionales (pero en especial de plagas y enemigos naturales) en el cultivo bajo varias condiciones diferentes (por ejemplo, en cultivos con y sin malezas, cerca de los bordes del campo y en el centro, etc.).

6. Construya las cadenas tróficas del agroecosistema en cuestión. Cada grupo puede escoger un herbívoro dominante en sus diferentes estadios, anote los predadores y parásitos que atacan al herbívoro escogido en cada estadio. Pegue en una cartulina grande los insectos colectados y las muestras de plantas en que se colectaron. Dibuje las conexiones tróficas (existentes y potenciales) entre las especies colectadas. ¿Considera las cadenas tróficas complejas o simples? ¿Cómo se podrían complejizar aún más? ¿La actual complejidad trófica inspira confianza para la regulación de plagas existentes o potenciales?

7. ¿Qué pasaría si se eliminara un grupo funcional? ¿Cuál sería el impacto de una aplicación de insecticidas? ¿Qué sucedería si se diera cobertura al suelo con leguminosas, *mulch*, etc.? ¿Qué pasaría si se elimina la vegetación de borde o si, por el contrario, se siembra un borde u corredor?

Suelo: biodiversidad y relación con la salud del cultivo

1. Divídanse en grupos y cada grupo observe y colecte muestras de suelo en varias condiciones: en el cultivo, bajo un bosque o vegetación natural, bajo malezas, en el valle o en laderas, etc. Realicen un mapa que muestre la heterogeneidad-variabilidad de suelos en el predio.

2. En un cuadrante representativo (de un m²) de cada tipo de suelo observen la fauna y cuenten los tipos diferentes de organismos, noten la profundidad del suelo, cantidad de mantillo u residuos, color, olor, etc. ¿Cambian los organismos y la cantidad de residuo con la profundidad? ¿Se ve mejor el cultivo que crece en un suelo con más fauna y mantillo, que uno más pobre?

3. Observen y colecten malezas en varios tipos de suelos dentro del predio, noten si existen especies diferentes en varias localidades del predio, sáquenlas de raíz y estudien su crecimiento radicular y el tipo de suelo asociado a las raíces. Observen si la misma maleza crece en forma diferencial en los diferentes tipos de suelo en el predio. ¿Qué les indica lo que observan en relación con las malezas? ¿Se afecta el cultivo cuando tiene un complejo de maleza en lugar de otro?

4. Observen si existen diferencias de crecimiento del cultivo o incidencia de plagas u enfermedades en el cultivo que crece bajo diferentes condiciones de suelo. Si notan diferencias, ¿cuál creen que es la relación entre suelo y salud y producción del cultivo? ¿Qué pasaría si modificaran el manejo del suelo con un régimen de fertilización o riego diferente al que se usa?

Índice de taxa

A

A. Aleyrodis, 128
A. aphidimyza, 51, 52, 53
A. bilineata, 42, 43
A. chrysomphali, 8
A. coheni, 8
A. epos, 195, 198, 200
A. flavipes, 95
A. hunteri, 86, 109
A. lignanensis, 8
A. melinus, 8
A. parasiticus, 111

Acari, 4, 10, 29, 56, 59, 60, 128, 156, 167

Phytoseiidae, 10

Tetranychidae, 4, 59

Ácaro(s), 10, 24, 25, 29-34, 38, 40, 44-47, 49-51,
54, 56-61, 63-66, 124, 125, 128, 154, 171

amarillo, 59

ciruelo, del *v. Aculus fockeui*

cítricos, de los, 59, 128, 156

depredadores, 10, 25, 57, 58, 59, 61, 66

v. t. Typhlodromus occidentalis, Amblyseius fallacis

fitófagos, 31, 64

fresas, de, 58

Phytoseiidae, 63, 65

plaga, 10, 57-60, 171

polvo, del, 25

rojo(s)

européo *v. Panonychus ulmi*

taquínidos, 57

Achatina fulica Bowdich, 25

Achillea spp., 190

Acroceridae, 77

Actinida deleciosa, 60

Aculeta, 83, 85, 106, 107

Aculus fockeui, 59

Aculus schlechtendali, 59, 61

Acyrtosiphon

pisum, 167

porosum, 35, 38

Adalia bipunctata, 64

Adenophorea, 141

Adesmia arborea, 191

Adoxophyes orana, 140

Aedes, 127, 132, 155

spp., 155

Aeclothripidae, 29

Afelenchoididos, 142

Áfido(s), 6, 17, 25, 31-35, 38-40, 43, 44, 46, 47,
49-56, 64, 66, 67, 69, 70, 85, 89, 97, 100,
101, 103, 106, 124-126, 128, 129, 156, 165,
166, 171, 173, 174, 176, 185, 187, 189

col, de la, 174

lanoso del aliso, 67

maíz, del, 46

papa, de la, 46

parasitado(s), 103, 104

pino, del *v. Pineus lavéis*

repollos, de los, 171

tabaco, del, 46

Agallia lingula, 174

Agamermis decaudata, 142

Agelenidae, 62

Agelenopsis aptera, 68

Agria affinis, 79

Agrobacterium, 27

Agrotis spp., 163

Agrypon flaveolatum, 161

Aizawai, 119

Alabama argillacea, 136, 171

- Albipuncta nr., 54
 Aleiodes, 101
 Alelothrips sp., 63
 Aleochara
 bilineata, 42, 82
 Aleochara v. Staphylinidae, 42, 82
 Aleolothripidae, 56
 Aleolothrips fasciatus, 56
 Aleurocanthus woglumi, 161, 163
 Aleurodothrips fasciapennis, 56
 Aleurotrachelus socialis, 174
 Aleyrodidae, 6, 90, 92, 128, 163
 Allantonematidae, 141
 Allantonematidos, 142, 143
 v. *t.* Deladenus siricidicola, D. wilsoni
 Allograpta, 54
 Allokermes galliformi, 55
 Almejas, 79
 Alonsoa meridionalis, 191
 Amaranthaceae, 26
 Amata pascus, 55
 Amblyseius
 fallacis, 10
 Amblyseius v. Neoseiulus
 Amebas entomophilicas, 153
 Amitus hesperidum v. Parasitoide(s)
 Ammi majus, 190
 Anacardiaceae, 26
 Anagallis arvensis, 191
 Anagrapha falcifera, 137
 Anagrus, 175, 177, 194, 195, 198-204
 epos, 175, 194, 199, 202
 Anagrus
 antoninae, 161
 Anaphes, 94, 109
 flavipes, 94, 109
 Anasa tristis, 80, 109
 Ancyliis comptana, 174
 Androlaelaps sp., 60
 Anethum graveolens, 190
 Anisoplia austriaca, 124, 126
 Anopheles, 127, 132
 Anthocoridae, 29, 46, 195
 Anthomyiidae, 42, 51, 82, 86
 Anthonomus
 eugenii, 86
 grandis, 76, 86, 104, 109, 167
 Anticarsia, 125, 127, 140
 gemmantalis, 125, 140
 Antonina
 graminis, 161
 Anyssidae, 56, 60
 Aonidiella aurantii, 6, 8, 9, 74, 161, 171
 Apanteles
 medicaginis, 108, 175
 melanoscelus, 167
 rebecula, 167
 ruficrus, 163
 Apanteles, 101, 108, 163, 167, 175
 v. *t.* Cotesia glomerata
 Aphelinidae, 8, 71, 72, 83, 85, 87, 89
 Aphelinus, 89, 161, 173, 176
 asychis, 161
 mali, 173
 Aphididae, 6
 Aphidiinae, 53, 97, 101, 103
 Aphidius, 101, 165, 167
 smithi, 167
 spp., 165
 Aphis
 gossypii, 35, 38
 pomi, 45, 54
 Aphytis, 6, 8, 74, 89, 161, 167, 173, 176
 chrysimpli, 6
 maulicornis, 161
 melinus, 8, 167
 proclia, 173
 spp., 161
 Apicomplexa, 153
 Apocrita, 83, 84, 106
 Apodea, 107
 Araceae, 26
 Arácnidos, 31
 Araneae, 26, 29
 Theridiidae, 26
 Araña(s)
 alas de encaje v. *Chrysopa quadripunctata*
 bola, 66
 depredadoras, 29
 hawaianas, 68
 rojas en uvas, 60
 saltonas, 64
 Thomisidae, 203
 venenosa v. *Latrodectus mactans*
 Arctiidae, 55, 137
 Arilus cristatus, 50
 Arion
 ater, 149
 distinctus, 149
 intermedius, 149
 silvaticus, 149
 Artosa spp., 62
 Artrópodos
 acuáticos, 132
 benéficos, 24, 170, 176, 187
 depredadores, 30, 31, 176, 203
 inmigrantes, 160
 Ascaridida, 141
 Aschersonia, 125, 128
 Aschersonia Aleyrodids, 125
 Asclepiadaceae, 26
 Ascomycetes, 128

- Ascoviridae, 133
 Asilidae, 51
 Asistis salicinas, 60
 Aspergillus flavus, 111
 Aspidiotus destructor, 34
 Asteraceae, 26
 Aterolecanii, 88
 Aulacidae, 84
 Aurinium saxatilis, 190
 Autographa californica, 136, 137, 140
 Avispa(s), 1, 6-8, 53, 70, 75, 87, 92-94, 96,
 98-100, 103-105, 108, 156, 165, 172,
 175, 191
 Campoletis perdistinctus, 108
 D. insulare, 99
 inmigrantes, 55
 madera, de la, 85
 Neodiprion sertifer, 156
 parasitoide(s), 33, 92, 94, 99, 165, 168
 biotipo francés *v. Trioxys pallidus*
 v. t. Aphidius matricaria, *Aphytis chrysimpli*,
 Encarsia formosa
 Patasson luna, 99
 Trichogramma, 168
 Azara
 dentata, 191
 serrata, 191
 B. anurus, 99
 B. argentifolii, 91
 B. bassiana, 124, 125, 126, 128
 B. curculionis, 99, 109
 B. larvae, 116
 B. lentimorbus, 116, 117
 B. popilliae, 116-118, 165, 168
 B. sphericus, 118
 B. tabaci tipo B *v. Bemisia argentifolii*
 B. thuringiensis, 41, 111, 113, 120
 spp. tenebrionis, 41
 var. israelensis, 113
 Baccharis concava, 191
 Bacillaceae, 112
 Bacillus, 41, 111-122, 165, 166, 184
 larvae, 115
 lentimorbus, 116
 popilliae, 113-117
 sphaericus, 113, 115
 thuringiensis, 41, 111, 113, 120
 tenebrionis, 184
 thuringiensis v. Bt
 thuringiensis var. thuringiensis, 113
 B
 Bacteria(s), 2, 90, 109-123, 141, 144, 145, 147,
 149, 155, 156
 entomopatógena, 114, 116
 entomopatogénicas, 114
 esporogénica, 118
 Gram-negativa, 116
 Gram-positiva, 118
 simbióticas, 147
 Baculoviridae, 133, 136
 Baculovirus, 133, 134, 136-139
 Bahia ambrosioides, 191
 Banchinae, 98
 Barbarea vulgaris, 190
 Barreneador(es), 166
 caña de azúcar, de la *v. Chilo* spp.
 cereza del café, de la *v. Hypothenemus hampei*
 europeo del maíz
 madera, de, 87, 89, 97
 maíz, del *v. Ostrinia furnacalis*
 Basalys tritoma, 96
 Basidiobolus, 129
 Bassianolide, 111, 126, 128
 Bathyplectes, 98, 99, 109
 anurus, 98, 109
 curculionis, 98
 spp., 98
 Bauvericina, 111, 126
 Bdella
 lapidaria, 60
 longicornis, 60
 Bdellidae, 56, 60
 Beauveria, 111, 113, 122-126, 156, 165, 166, 168
 bassiana, 111, 113, 124-126, 165, 166, 168
 Belostomatidae, 50
 Bemisia
 argentifolii, 90, 109
 tabaci, 90, 109
 Berberis actinacantha, 191
 Berteroa incana, 190
 Bessa harveny, 80
 Bethylidae, 72, 83, 107
 Bethyloidea, 72
 Beuveria bassiana, 123
 Bibionis *v. S. feltias*
 Biotipo(s), 8, 64, 66, 81, 163, 168
 Birnaviridae, 133
 Blacinae, 101
 Blacus, 101
 Blastobasidae, 55
 Blastocrithidia, 153
 Blissus leucopterus, 46
 Bombyliidae, 77
 Bombyx mori, 114, 118
 Boraginaceae, 26
 Brachymeria intermedia, 85
 Bracon, 102, 167
 kirkpatricki, 167
 mellitor, 167

- Braconidae, 8, 53, 71, 72, 84, 97, 99-108, 163, 165, 175
 Bracónidos, 97, 101, 106
 Brassica
 kaber, 190
 rapa, 191
 spp., 190
 Brassicaceae, 99, 190
 Brevicoryne
 brassicae, 174
 Bt
 aizawai, 119
 cepas de, 119
 israelensis, 119
 kurstaki, 119
 tenebrionis, 119
 Buddleja globosa, 191
 Bunyaviridae, 133
 Buprestidae, 83
 Buprestidos, 83
 Byssochlamys, 128

 C
 C. carnea, 45, 66
 C. glomerata, 102
 C. grandis, 76, 86
 C. hesperidum, 89
 C. indiana, 132
 C. kuwanae, 36
 C. maculata, 34, 35
 C. montrouzieri, 36, 37
 C. perdistinctus, 108
 C. quadripunctata, 69
 C. rufilabris, 44
 C. septempunctata, 35
 C. slossonae, 69
 C. stegomyi, 132
 C. stigma, 36
 Cactaceae, 8, 26
 Cactoblastis cactorum, 8, 163
 Cactus *prickly pear*, 163
 Cadra cautella, 136
 Caesalpinaceae, 26
 Calceolaria
 integrifolia, 191
 polyfolia, 191
 thyrsiflora, 191
 Calciviridae, 133
 Calliphoridae, 51, 77, 130
 Callosobruchus maculatus, 86
 Calosoma sycophanta, 40
 Calosotinae, 87
 Campoletis
 sonorensis, 165, 167
 Cantharidae, 43
 Cantharis, 43
 Carabidae, 29, 31, 40, 41, 82
 Carábidos, 40, 174, 187, 190
 Caracoles, 25, 29, 40, 51, 79, 149
 depredadores, 29
 importancia médica, de, 25
 Carcinops pumilio, 43
 Cardiochiles
 carnea, 165
 nigriceps, 108
 Carum carvi, 190
 Caryophyllaceae, 26
 Catolaccus grandis, 74, 76, 86, 109
 Cebolla *v. Delia antiqua*
 Cecidomyiidae, 29, 51, 85-87, 108
 Cecidomyidos, 51, 97
 Cephalonomia stephanoderis, 107
 Cephus pygmaeus, 108
 Ceraphronidae, 97
 Ceraphronoidea, 83, 97
 Cercopidae, 79, 127, 156, 166
 Cercopidos, 82, 113
 Cernuella virgata, 149
 Chalcididae, 72, 73, 85
 Chalcidoidea, 71, 72, 83-85
 Chalcidoidea, 85
 Chalcodermus aeneus, 86
 Chamaemyiidae, 29, 51, 85
 Chamaemyidos, 97
 Chanchito blanco *v. Pseudococcus aphinis*
 Charipidae, 85
 Chauliognathus, 43
 Cheloninae, 101
 Chelonus, 101, 167
 blackburni, 167
 Chenopodiaceae, 26
 Chetogen
 floridensis, 74
 Chetogena, 74
 Cheyletidae, 56, 60
 Cheyletus eruditus, 60
 Chicharrita(s), 6
 caña de azúcar, de la *v. Perkinsiella*
 saccharicida
 Chilocorninae, 64
 Chilocorus
 distigma, 34
 kuwanae, 35, 36
 nigritus, 34
 Chilocorus kuwanae, 35, 36
 Chinche(s), 29, 30, 45-48, 50, 63, 64, 79-81, 96, 105, 126, 127, 174, 183
 asesina *v. Arilus cristatus*
 asesinos *v. Reduviidae*
 cucurbitáceas, de las *v. Anasa tristis*
 L. elisus, 174

- Lygus hesperus*, 174
 verde apestoso, 81
v. t. Hemiptera
 Chironomidae, 51
 Chironomidos, 51
 Chloropidae, 51, 96
 Choristoneura occidentales, 136
 Chrisopido(s)
C. slosonae, 67
Chrysopa quadripunctata, 64
 Chromaphis
juglandicola, 9, 161
 Chrysanthemum
coronarium, 191
 Chrysididae, 29, 30, 43, 44, 63, 69, 107, 198
 Chrysidoidea, 83, 107
Chrysopa, 63, 68, 69, 165, 167, 171
carnea, 165, 167, 171
quadripunctata, 68
slosonae, 63
 Chrysopas, 45
Chrysoperla, 44, 63, 64, 66, 68, 168, 176, 203
carnea, 44, 63, 64, 68, 168, 176
rufilabris, 66
sp., 203
spp., 44
 Chrysopidos, 45, 97
 verdes, 45
 Chrysopini, 69
 Chrysoteuchia topiaria, 148
 Chytridiomycetes, 125, 132
 Cicadellidae, 79
 Cicadélido(s), 125
 remolacha, de la, 49
 Cicadélido(s), 50, 82, 107, 113, 123, 125, 174, 175, 185, 199, 204
v. t. *Agallia lingula*, *Dikrella cruentata*
 Cicadellidae, 107
 Cichorium intybus, 191
 Cicindelidae, 29
 Ciempiés, 40
 Cienfuegosia, 86
rosei, 86
 Ciliatea, 153
 Ciliophora, 153, 154
 Circulifer tenellus, 49
 Cladosporium *sp.*, 91
 Clarkia tenella, 191
 Cleonyminae, 85
 Cleptinae, 107
Cleridae, 29, 43, 82
 Clusiaceae, 26
 Coccidae, 6
 Coccidia, 153
 Cóccidos, 55
 Coccinélido(s)
 depredador, 1
 nativos, 34
 Coccinélido(s), 63
 Coccinella
septempunctata, 33, 35
spp., 167
 Coccinellidae, 1, 9, 25, 29, 31-39, 63, 64, 66, 163, 171, 176, 189, 198, 203
 Coccophagoides utilis, 161
 Coccus hesperidum, 88, 109
 Cochinilla(s), 36, 37, 44
rosada v. Maconellicoccus hirsutus
 Cochlicella acuta, 149
Coelomomyces, 113, 122, 125, 132
spp., 113
 Col
Delia radicum, 42
 Coleomegilla, 33-35, 64
maculata, 33-35, 64
 Coleoptera, 25, 29-43, 48, 49, 56, 60, 63, 71, 76, 81, 85-87, 89, 94, 95, 98, 101, 104, 107, 108, 114, 122, 124, 126, 129, 133, 134, 138, 148, 149, 151-153, 161, 163, 167, 184, 189
 Staphylinidae, 42
 Coleóptero(s), 32, 48, 83-85, 97, 107, 113-115, 118, 119, 121, 124, 125, 136, 141, 148, 153, 155, 187
 acuáticos, 42
 Colias *eurytheme*, 108, 135, 175, 177
 Collembola, 60
 Colomomycetes, 132
 Colydiidae, 82
 Comperia, 87
 Compositae, 176, 189, 190
 Conanthera
bifolia, 191
campanulata, 191
 Conidias, 122, 126-131
 no-móviles, 122
 Conidiobulus, 125, 129
 Conidióforos, 127
 Coniopterygidae, 43, 45
 Conocephalus saltator, 56
 Conopidae, 77
 Conotrachelus nenuphar, 104, 109
 Conthonaspis rapae, 85
 Convolvulaceae, 26
 Copépodos, 132
 Cordyceps clavulata, 128
 Coreropsis *spp.*, 190
 Coriandrum sativum, 190
 Corydaliae, 43
 Cosmopolites sordidus, 163, 166
 Cosmos *spp.*, 190

- Costelytra zealandica, 122
 Cotesia
 glomerata, 102
 rubecula, 171
 sp., 176
 Crisomélidos, 87, 95, 118, 185
 Crisópido(s), 69, 176
 Crithidia, 153
 Crucíferas, 185, 190
 v. l. Brassicaceae
 Cryphonectria, 27
 Cryptochetidae, 39, 72, 77
 Cryptochetum, 39, 79
 iceryae, 39, 79
 Cryptognatha
 nodiceps, 34
 Cryptolaemus montrouzieri, 34, 36
 Cryptophion, 73, 74
 sp., 73
 Cucarachas, 56, 82, 84, 113, 124
 tropicales, 84
 Cucurbitáceas, 32, 48, 80, 96
 Culex, 116, 127, 132, 156
 tarsalis, 156
 Culicidae, 51, 130, 132, 155
 Culícidos, 51
 Culicinomyces, 127
 Culiseta, 127, 132
 Curculionidae, 166
 Curculiónido
 arveja, de la *v. Chalcodermus aeneus*
 cuculo, del *v. Conotrachelus nenuphar*
 coco, del *v. Promecotheca caeruleipennis*
 Curculiónidos, 118, 152
 Cuscutaceae, 26
 Cybocephalidae, 29, 43
 Cybocephalus nipponicus, 43
 Cyclopeptidasa, 128
 Cydia *pomonella*, 31, 137, 140
 Cyllindrocopturus adspersus, 104, 109
 Cynipidae, 83, 85
 Cynipoidea, 72, 83, 84
 Cyperaceae, 26
 Cyrtorhinus fulvus, 63
 Cyzenis albicans, 80, 161
- D**
 D. nebulosus, 49
 D. wilsoni, 143
 Dacnusia, 101
 Dactylella oviparasítica, 156
 Dastarchus *v. Comperia*
 Deladenus siricidicola, 143
 Delfacido
 caña de azúcar, de la, 49
- Delia
 antiqua, 42, 48, 85, 185
 brassicae, 174
 radicum, 82
 Delphacidae, 49, 62, 63, 107
 Delphacidos, 82
 Dendrocerus spp., 97
 Depredador(es), 1-4, 10, 16, 17, 24, 25, 27-34,
 40-57, 60-69, 71, 74-76, 79, 81, 83, 85, 92,
 97, 106, 107, 112, 117, 134, 141, 154, 159,
 163, 168, 171-174, 176, 179, 180, 182, 184,
 186-195, 198, 202-205
 áfidos, de *v. Chrysoperla carnea*
 Coccinellidae, 34
 polífagos, 10
 psyllido de la papa, del *v. Paratrioza cockerelli*
 v. l. Hippodamia spp., Orius spp.
 Deraeocoris nebulosus, 49
 spp., 49
 Deretaphrus *v. Comperia*, 82
 Deroceras
 caruanae, 149
 reticulatum, 149
 Deuteromycotina, 113, 122, 125-127
 Hyphomycetes, 126, 127
 Deutoromycetes, 127
 Diabrotica spp., 60, 127, 151, 174
 Diadegma
 Porizontinae, 98
 Diadegma insulare, 99, 109
 Diaeretiella spp., 165, 167
 Dialeurodes spp, 128
 Diaparsis temporales, 96
 Diaprepes abbreviatus, 148, 152
 Diapriidae, 72, 96
 Diaspididae, 6, 8, 34, 36, 43, 55, 60, 173
 Diatraea spp., 167
 Dicadélidos, 50, 82, 107, 113, 123, 125, 174,
 175, 185, 199, 204
 Diglyphus begini, 168
 Dikrella cruentata
 cicadélido, 175
 Diplazon, 98
 Diplazontinae, 98
 Diplogasterida, 141
 Diplopoda, 26
 Diprion, 126, 137
 similis, 126
 Diprionidae, 84, 126, 138
 Diptera
 Phoridae, 78, 109
 Sciomyzidae, 26
 Díptero(s), 40, 51, 53, 82, 113, 115, 118, 119,
 130, 141, 147, 153
 acuáticos, 153
 generalistas, 51

nematóceros, 118

Sciaridae, 148

Dolichopodidae, 51

Drosophilidae, 51, 130

Dryinidae, 72, 83, 107

Drynidae, 72, 83, 107

Dysticidae, 42

Dytiscidae, 29

E

E. aphidis, 129

E. borealis, 32

E. calopteni, 129

E. elegantula, 194-196, 198, 200

E. formosa v. *Encarsia formosa*

E. fresenii, 129

E. gryllii, 129

E. inaron, 92

E. macleodii, 129

E. maimaiga, 131

E. muscae, 130

E. oscura, 129

E. planchioriana, 129

E. praxibuli, 129

E. sphaerosperma, 129

E. Steinhaus, 132

E. terebrans, 100

E. virulenta, 129

Eccremocarpus scaber, 191

Echinacea spp., 190

Ehretiaceae, 26

Elampinae, 107

Elateridos, 96

Empidae, 51

Encarsia, 89, 92, 109, 161, 167

formosa, 89, 109, 161, 167

inaron, 92, 109

Encyrtidae, 9, 72, 85-89, 176

Endopiza viteana, 137

Entafelenchidos, 142

Entomopatógenicos trypanosomatidos, 153

Entomophaga, 125, 129

grylli, 129

Entomophthora, 111, 122, 124, 129, 130, 156

muscae, 130

Entomophthoraceae, 128

Entomophthoraceae, 113

Entomophthorales, 129-131

Entomopoxvirus, 141

Ephestia kuehniella, 118, 169

Epidinocarsis, 87

lopezi, 87

Epilachna spp., 167

Epilachna varivestis, 32

Epipyropidae, 81

Epizootias, 120, 123-127, 129-131, 134, 136

Ercilla

spicata, 191

Eriborus terebrans, 100, 109, 172

Erinnyis ello, 55, 73, 74

Erioeschia brassicae, 174

Erwinia, 27

Erynnis sp., 166

Eryophyidae, 60

Escallonia

illinita, 191

rubra, 191

Escama(s), 6, 25, 32, 34, 36, 38, 43, 49, 51,

54-56, 60, 63, 64, 79, 87, 89, 97, 123, 125,

128, 170, 176

alargadas, 6

v. *t.* Diaspididae

algodonosa v. *Coccus hesperidum*

asiática v. *Unaspis euonymi*

bambú, del *Kuwanaspis pseudoleucaspis*, 55

blanca v. *Gascardia destructor*

blandas v. Coccidae

bonetera v. *Unaspis euonymi*

coco, del v. *Aspidiotus destructor*

Lecaniine, 55

roja, California, de v. *Aonidiella aurantii*

Escarabajo(s), 36, 37, 39, 41, 49, 64, 67, 94, 95,

116, 117, 126, 151

Carabidae, 29

crisomélidos, 40

depredadores, 66

hoja de los cereales, de la *Oulema melanopsis*,

94, 95

hoja de los cereales, de la, 94, 95

japonés v. *Popillia japonica*

papa, de la v. *Leptinotarsa decemlineata*

papas, de las v. *Leptinotarsa decemlineata*

suelo, del v. *Carabidae*

vedalia v. *Rodalia cardinalis*

Eschscholzia californica, 191

Espora(s), 40, 110, 112, 115-117, 120, 122-129,

131, 155

descanso, de, 129, 131

móvil(es), 123

v. *t.* zoospora

Eucelatoria spp., 167

Eucharitidae, 87

Euclimensia bassetella, 55

Eucoccida, 153

Eucoilidae, 84, 85

Eugregarines, 153

Eugregarinida, 153

Eulophidae, 71, 72, 74, 84, 89, 96, 99

Eumerus spp., 54

Euonymus spp., 43

Eupelmidae, 72, 87

Eupelminae, 87
 Eupeodes, 54
 Euphorbiaceae, 26
 Euphorinae, 101
 Euplectrus sp., 74
 Europhyidae, 25
 Eurytoma sp., 174
 Eurytomidae, 72, 85
 Eusciscus tularensis, 61
 Evaniidae, 84
 Evanoidea, 72, 83, 84

F

Fabaceae, 26
 Fabiana imbricata, 191
 Fagopyrum sagittatum, 190
 Fenisea tarquinius, 55
 Figitidae, 85
 Fitófagos, 8, 46, 63, 83, 85, 173
 Flagellates, 153
 Flagellates *v.* Zoomastigina
 Flaviviridae, 133
 Flor de Panamá *v.* Euphorbia pulcherrima, 90
 Flourensia thurifera, 191
 Foeniculum vulgare, 190, 191
 Formicidae, 29, 54, 55, 78
 Fragaria ananassa, 90
 Fragaria x ananassa, 57
 Fresas *v.* Fragaria ananassa
 Fucsia magellánica, 191
 Fulgoridae, 81
 Fulgoroidea, 107
 Fungal, 125
 Fungivoridae, 148
 Fusarium, 27

G

G. Bullatus, 47
 G. occidentalis *v.* Galendromus occidentalis
 G. pallens, 47
 G. punctipes, 47
 G. pyri *v.* Galendromus pyri
 G. uliginosus, 47
 Gaillardia spp., 190
 Galba viridid, 79
 Galendromus
 pyri, 61
 Galendromus
 occidentales, 59
 pyri, 60
 Gascardia destructor, 9
 Gasteruptiidae, 84
 Gelechidae, 136, 137

Gelinae, 98
 Gelis, 98
 Geocoris, 47, 63, 203
 sp., 203
 spp, 47
 Geometridae, 80, 137
 Geranium berterianum, 191
 Gerbera *v.* Gerbera jamesonii
 Gerridae, 29, 50
 Gilpina hercyniae, 137, 140
 Girasol *v.* Helianthus annu
 Glandularia sulphurea, 191
 Glypta, 98
 Goniozus legneri
 parasitoide, 107
 Gorgojo(s), 76, 82, 86, 98, 99, 104, 148, 149
 alfalfa, de la *v.* Hypera postica
 v. t. Picudo(s)
 arveja, de la *v.* Callosobruchus maculatus
 egipcio de la alfalfa Hypera brunneipennis, 98
 pimiento, del *v.* Anthonomus eugenii
 raíces, de las, 148
 raíz de los cítricos *v.* Diaprepes abbreviatus
 rojo de la semilla del girasol *v.* Smicronyx fulvus
 Gossypium hirsutum, 86
 Grapholitha molesta, 167
 Gromyzidae, 85, 87
 Gusano(s), 42, 84, 141, 148
 alfalfa, de la *v.* Colias eurytheme
 bellotero, 31
 cachón de la yuca *v.* Erinnys ello
 cogollero *v.* Heliothis virescens
 col, de *v.* Pieris brassicae
 cortador *v.* Spodoptera litura
 ejército *v.* Pseudaletia unipuncta
 enrollador del repollo, 31
 europeo del maíz *v.* Ostrinia nubilalis
 maíz, del *v.* Heliothis zea, Helicoverpa zea
 soldado, 7, 31
 remolacha, de la *v.* Spodoptera exigua
 v. t. Mythimma separata
 tabaco, del, 49
 Gynaikothrips ficorum, 46
 Gypsy moth, 79
 v. t. Lymatria dispar
 Gyrinidae, 42

H

H. albicans, 143
 H. bacteriophora, 148, 149, 152
 H. convergens, 38
 H. megidis, 148
 H. thompsonii, 128
 H. trilobata, 86
 H. virescens, 127

- Halo blanco, 128
 Halotydeus destructor, 60
 Hampea, 86
 Hampea nutricia, 86
 Haplopappus integerrinus, 191
 Haplosporea, 153, 154
 Haplosporida, 154
 Haplothrips spp., 63
 Helenium aromaticum, 191
Helianthus
 annu, 96, 104, 105, 124, 195, 203
 spp., 190
 Helicoverpa
 armigera, 137
 virescens, 45
 zea, 45, 94, 137, 140
 Helicoverpa v. *Heliothis zea*
 Heliodinidae, 55
 Heliophanus spp., 62
Heliothis, 31, 108, 127, 136-138, 148, 157,
 165-167, 174
 spp., 165, 167, 174
 virescens, 31, 108, 137, 167
 zea, 136, 138
 Helix *aspersa*, 149
 Hemerobidae, 43, 45
 Hemerobidos, 97
 Hemiberlesia latania, 60
 Hemiptera, 6, 29, 31, 46-50, 63, 80, 81, 94, 96,
 101, 105, 126, 129, 133, 153, 167, 183, 195
 Hemípteros
 depredadores acuáticos, 50
 Hemisarcopetes
 coccophagus, 60
 malus, 60
 Hemisarcopitidae, 29, 56, 60
 Herbívoros, 2, 8, 25, 26, 31, 46, 48, 54-56, 65,
 68, 81, 108, 178-182, 184, 186, 194, 204, 209
 Herpetomonas, 153
 Heterbasidion, 27
 Heterolaccus, 86
 Heteroptera
 Lygacidae
 Geocorinae, 47
 Heterorhabditicos, 150
 Heterorhabditidae, 114, 141, 142, 144
Heterorhabditis, 144, 145, 147-151
 bacteriophora, 148, 150
 sp., 151
 Heterotylenchus autumnalis, 143
 Hexamermis truncatus, 143
 Himenópteros, 40, 77, 82, 84
 Hippodamia
 convergens, 38, 64
 spp., 9
- Hirsutella
 lecanicola, 128
 thompsonii, 125, 156
Histeridae, 43, 163
 Holcocera, 55
 Homoptera, 1, 6, 8, 9, 25, 34-36, 38, 39, 43, 49,
 54, 55, 60, 62, 63, 79, 81, 88, 90, 92, 94, 97,
 107, 128, 156, 163, 173, 175, 194
 Aphididae, 9, 35, 38, 54, 128
 Cicadellidae, 49, 55, 175, 194
 Coccidae, 9, 88
 Kermesidae, 55
 Margarodidae, 1, 34, 39, 163
 Pseudococcidae, 9, 36, 88, 97
 Hormiga(s), 1, 54, 55, 77-79, 82-87, 102, 106, 126
 argentina, 54
 depredadoras, 1, 54
 plaga, 87
 Hunterellus, 87
 Hydrocharitaceae, 26
 Hymenoptera, 6, 9, 25, 29, 31, 53, 56, 63, 70-74,
 78, 80, 82-100, 102-109, 113, 126, 129, 133,
 135, 136, 138, 143, 156, 157, 163, 165, 167,
 171-173, 175, 194
 Aphelinidae, 6, 74, 89, 92, 173
 Hymenopteros, 101
 Hymenostomatida, 154
 Hypera
 brunnipennis, 98, 109
 postica, 98, 109, 161
 Hyphochytridiomycota, 155
 Hyphomycetes, 125
 Hypothenemus hampei, 107
- I
- I. purchasi, 39
 Ibalia leucospoides, 85
 Ibalidae, 84, 85
Icerya purchasi, 1, 34, 39, 67, 79, 163
 Ichneumonidae, 1, 71-73, 84, 96-100, 108, 141,
 165, 172, 177
 Ichneumonónidos, 97, 98
 Ichneumoninae, 98
 Ichneumonoidea, 71, 72, 83, 84, 97
 Icneumonónidos, 101
 Insecta, 29
 Insecto(s)
 chupadores, 6, 123, 124
 entomófagos, 3, 159, 161, 165, 173, 187
 fitófagos, 17, 49, 84, 97
 parasitoides, 70, 71, 101
 plaga, 24, 28, 30, 48, 55, 61, 63, 74, 80, 84,
 123, 134, 138, 141, 147, 148, 150, 151,
 156, 166, 170, 179, 180, 185, 188, 194

Invertebrados, 24-26, 55, 56, 65

Itonchiidae, 141

Ips typographus, 43

Iridoviridae, 133

Israelensis, 119

J

Jalysus spinosus, 167

Julida, 26

Julidae, 26

K

Kuwanaspis pseudoleucaspis, 55

L

L. decemlineata, 41

L. dispar, 131

L. giganteum, 122, 132, 155, 156

L. grandis, 40, 41

L. hesperus, 105

L. lineolaris, 105

L. rugulipennis, 105, 109

L. testaceipes, 103, 104

L. trilineata, 95

Labyrinthulomycota, 155

Laelapidae, 56, 60

Lagenidiales, 132, 155

Lagenidium, 113, 122, 125, 132, 155

giganteum, 113, 155

Lambornella clarki, 154

Lamiaceae, 26

Langosta(s), 56, 82, 124, 142, 144, 154, 157

v. t. Schistocera gregaria

Larva, 107

Larva(s)

diptera, de, 101

elateridos, de, 126

lepidóptero(s), de, 113, 114, 140

moscas, de las v. Syrphidae, de

mosquito, de, 113, 125

Lasiocampidae, 131, 136, 137

Laspeyresia pomonella, 167

Latrodectus mactans, 26

hookeri, 191

Lebia v. Carabidae

Lebia grandis, 40, 41

Leguminosae, 176, 189

Leguminosae, 190

Leishmania spp., 153

Lema

collaris, 95, 109

trilineata, 95, 109

Lemophagus curtus, 96

Leones de los áfidos, 44

Lepidoptera, 7, 8, 25, 31, 44-46, 55, 62, 73, 77,

79-81, 85-89, 93, 98-102, 106-108, 114, 118,

125-127, 129, 131-138, 148, 150-152, 154,

157, 163, 171, 175

Noctuidae, 7, 31, 44, 45, 62, 108, 125, 134,

136, 138, 148, 151, 157, 163, 171, 175

Lepidóptero(s)

depredadores, 56

Pieris, 176

Lepidosaphes ulmi, 60

Leptinotarsa decemlineata, 34, 41, 48, 49, 184

Leptothrips mali, 56

Leucheria

floribunda, 191

gayana, 192

glandulosa, 192

hierarchicalis, 192

roseta, 191

tenuis, 191

tormentosa, 192

Leucocorine

alliacea, 192

ixioides, 192

Leucopis

oscura, 54

sp., 54

Leucospidae, 85

Libélulas, 30

Lineolaris, 106

Linum aquilinum, 192

Linyphiidae, 62

Liriomyza spp., 168

Lisiphebus testaceipes, 102, 103

Lixophaga

diatraeae, 80, 167

v. t. Tachinidos

variabilis, 174

Lobularia maritima, 190

Lonchaeidae, 51

Loque americana, 115

Loranthaceae, 26

Lycanidae, 55

Lycopersicon lycopersicus, 90, 166, 168

Lycosa

sp., 174

spp., 62

Lycosidae, 62

Lydella thompsoni, 80, 100, 190

Lygus, 47, 49, 105, 109, 183

lineolaris, 49, 105, 109

rugulipennis, 105

spp., 47

Lymantria

dispar, 40, 131, 137, 157, 167

- Lymantriidae, 40, 79, 131, 132, 134, 136, 138, 157
 Lymatria
 dispar, 79, 140
 monacha, 132
 Lymnaea *stagnalis*, 149
 Lyonetidae, 137
 Lysipheblus
 testaceipes, 166
 spp., 165, 167
- M**
- M. a. major, 126
 M. a. minor, 126
 M. alberti, 88, 89
 M. anisopliae, 124, 126
 M. communis, 175
 M. flavus, 89
 M. luteolus, 89
 M. nigrescens, 143, 144
 M. raptor, 87
 Macrocentrus
 ancylivora, 174
 grandii, 100
 Macrocheles, 60
 Macrochelidae, 56, 60
 Macroductylus sp., 174
 Macrolophus *caliginosus*, 49
 Macrosiphoniella *sanborni*, 128
 Macrosiphum, 35, 38, 109
 rosae, 35, 38
 spp., 109
 Maculata, 34
 Malachiidae, 171, 176
 Malamoeba *locustae*, 153
 Malvaceae, 26
 Mamestra *brassicae*, 140
 Manduca
 sexta, 171
 spp., 167
 Manonychellus *tanajoa*, 4
 Mantidae, 56, 85
 Mantis
 china *v. Tenodera aridifolia sinensis*
 europea *v. Mantis religiosa*
 religiosa, 56
 Margarodidae, 6, 79, 167
 Margarodidos, 79
 Mariposas, 84, 97, 126, 171
 Pieris, 171
 Mariquita(s), 32, 33, 35, 38, 39, 63, 126, 189
 Rodolia cardinales, 33-36
 Massospora, 129
 Masticadores *Coccinellidae*, 30
 Mastigomycotina, 113, 122, 125, 131
 Mattesia *trogodermiae*, 153
 Medicago *sativa*, 190
 Megaspilidae, 97
 Melanoplus, 129
 bilituratus, 77
 Melastomataceae, 26
 Melilotus spp., 190
 Meloidae, 71, 82
 Meloidogyne, 166
 Membracidae, 55
 Mermis *nigrescens*, 142-144
 Mermithidae, 114, 141, 144
 Mermitida, 141
 Mermitidos, 142, 143, 144
 Merodon *equestris*, 54
 Metapelmatinae, 87
 Metaphycus, 9, 88, 109
 alberti, 88, 109
 flavidulus, 9
 Metarrhizium, 111, 113, 123-127, 156, 165, 166
 anisopliae, 111, 113, 123-126, 156, 165, 166
 spp., 127
 Metasciulus *occidentalis*, 168
 Metasyrphus, 54
 Meteorinae, 101
 Meteorus, 101
 communis, 175
 Metharrizium, 122
 Microbracon *gelechiae*, 174
 Microctonus, 99, 101
 colesi, 99
 Microgasterinae, 85, 101
 Microplitis, 101, 165, 167
 croceipes, 165
 Microspora, 153, 154
 Microsporidia, 154
 Microsporidio, 154
 Milpiés *v. Ommatoius moreletti*
 Mimosaceae, 26
 Minador(s), 44, 89, 106
 hoja del café, de la *v. Perileuoptera coffeella*
 Miridae, 29, 31, 47, 49, 63, 105, 183
 Mírido(s), 49
 v. t. Macrolophus caliginosus
 Misumenoides spp., 62
 Mocis sp., 166
 Molusco(s), 40, 79
 v. t. Galba viridis
 Monacha *cantiana*, 149
 Monofiléticos, 83
 Montandoniola *moraguesi*, 46
 Mosca(s)
 Asilidae, 30
 blanca(s), 6, 25, 32, 34, 43, 44, 47, 49, 51, 56,
 89-92, 97, 113, 123-126, 128, 165
 invernaderos, de los *v. Trialeurodes vaporariorum*

doméstica, 80, 86, 87, 130
ganado, del *v. Musca autumnalis*
Pseudacteon, 78
revoloteadoras, 69
Sciomyzidae, 29
sierra, 84, 97
Syrphidae, 53
Tachinidae, 80
zanahoria, de la *v. Psila rosae*
Moscharia pinnatifida, 192
Mosquito(s)
 Anopheline, 143
 Culicine, 143
 v. t. Aedes albopictus
Muscardina(s)
 amarilla, 128
 blanca, 125
 roja
 v. t. Hirsutela spp.
 verde, 126
Muscidae, 43, 72, 96, 130, 143
Muscidifurax raptor, 86, 87, 109
Mutillidae, 107
Mutisia subulata, 192
Mycetophilidae, 96
Mymaridae, 72, 94, 99, 175, 194
Mymaridos, 94
Myricaceae, 26
Mythimma separata, 7
Myzus persicae, 35, 38, 109

N

N. curculionis, 104
N. fallacis, 59
N. lecontei, 140
N. rileyi, 127
Nabidae, 29, 50, 63, 198, 203
Nabis, 49, 50, 63, 203
 ferus, 49
 sp., 50, 203
Naucoridae, 50
Nealiolus curculionis, 104, 109
Nemata, 141
Nematodo(s), 40, 109, 110, 112, 114, 141-152,
 156-158, 166
 entomopatógenos, 141, 145-152
 heterorhabditidos, 151
 Radopholus similis, 166
 steinernemátidos, 150, 151
 temperatura templada, de, 148
Nemestrinidae, 77
Nemestrinido(s), 77
Neodiprion sertifer, 140
Neogregarine *v. Mattesia trogodermac*

Neogregarines, 153
Neogregarinida, 153
Neosciulus
 californicus, 58
 fallacies, 59
Nepidae, 50
Neuroptera, 29, 31, 43, 44, 63, 133, 167
Neurópteros, 49
Nezara viridula, 48, 96, 109, 161
Nilaparvata lugens, 62
Noctuidae, 31, 55, 62, 94, 131, 136, 137, 167
Nodaviridae, 133
Nomurea, 125, 127
 rileyi, 127
Nosema, 114, 154, 157
 locustae, 154, 157
 pyrausta, 154
 spp., 114
Notonectidae, 50
Noumorea rileyi, 125
Nucleo polyhedrovirus, 138

O

O. furnacalis, 94
O. gallaeciana, 95, 109
O. nubilalis, 94, 100, 155, 190
Oedipodinae, 129
Oenothera stricta, 192
Olethreutidae, 55
Oligonychus punica, 167
Olsynium junceum, 192
Ommatoius moreletti, 26
Oncopeltus fasciatus, 46
Ooencyrtus, 87
Oomycetes, 125, 132, 155
Oomycota, 155
Operophtera brumata, 80, 161
Ophion, 98
Ophioninae, 98
Opiinae, 101
Opios, 101
Opuntia
 inermis, 163
 spp., 8
 stricta, 163
Orgyia, 112, 136, 137, 140
 pseudotsugata, 112, 136, 137, 140
Orius
 sp., 195, 198, 203
 spp., 46
 tricolor, 46
Ormyridae, 85
Orthoptera, 31, 56, 77, 87, 94, 113, 114, 129,
 133, 143, 148, 151, 154

- Ortópteros, 56, 82, 141
 Orussidae, 83
Oryctes, 107, 113, 136, 138, 161
 rhinoceros, 136, 138, 161
 tarandus, 107
 Ostrinia
 furnacalis, 93
 nubilalis, 46, 80, 93, 109, 136, 154, 167, 169, 172, 190
 Otiorhynchus sulcatus, 149, 152
 Otitidae, 51
Oulema, 94, 95, 109
 melanopsis, 94, 95, 109
 Oziroë biflora, 192
- P**
- P. amoeneroseus, 128
 P. blancardella, 106
 P. cicadae, 128
 P. cinnamomeus, 128
 P. coleopterorum, 128
 P. crataegella, 106, 109
 P. digoneutis, 105
 P. fumosoroseus, 128
 P. gossypiella, 167
 P. hermaphrodita, 149
 P. japonica, 117
 P. javanicus, 128, 163
 P. lilacinus, 128
 P. maculiventris, 48
 P. ornigis, 106
 P. persimilis, 58
 P. ramosus, 128
 P. tenuipes, 128
 P. xylostella, 100
Paecilomyces, 123-125, 127, 166
 farinosus, 123
 fumosoroseus, 124
 lilacinus, 166
 spp., 125
 Palomilla(s), 97, 13
 cera, de la *v. Galleria mellonella*
 Panonychus ulmi, 59, 61
 Panonychus citri, 61
 Paracodrus apterogynus, 96
 Parasitoide(s), 1-4, 10, 16, 24, 25, 28, 29, 31, 34, 40-42, 49, 55, 61-89, 91-98, 101, 103, 105-109, 112, 134, 154, 159, 161-163, 165, 168, 170-174, 176, 179, 180, 182, 184-190, 192, 194, 205
 género *Hippelates*, del, 96
 Ichneumonidae, 174
 Parasitylenchidae, 141
 Paratrioza cockerelli, 49
 Parlatoria oleae, 161
- Parvoviridae, 133
Pasithea coerúlea, 192
 Passandridae, 82
 Passifloraceae, 26
Pectinophora gossypiella, 167
Pediobius, 89, 167
 foveolatus, 167
 Pelargonium sp., 90
 Pelecium *v.* Carabidae
 Pelidnoptera nigripennis, 26
 Pentatomidae, 29, 48, 96
 Pentatomidos, 82, 125
 Pepinillo *v.* Cucumis sativus
 Peridesmia discus, 99
 Perilampidae, 87
 Perileucoptera coffecella, 108
 Perilissus, 98
 Perillus bioculatus, 48
Peristenus, 105, 109
 digoneutis, 105, 109
 Perkinsiella saccharicida, 49
Phacelia, 173, 176
 spp., 173, 176
 Phaenopsitylenchidae, 141
 Phasmarhabditis hermaphrodita, 149
 Phasmatidae, 29
 Pheidole megacephala, 166
 Phenacoccus manihoti, 88
 Philaenus spumarius, 79
 Phlaeothripidae, 29, 46, 56
Pholetesor, 106, 109
 ornigis, 106, 109
 Phoridae, 77, 78
 Phthorimaea operculella, 137
 Phycomycetes *v.* Mastigomycotina
 Phyllonorycter blancardella, 106, 109
 Phyllotreta cruciferae, 174
 Phymatidae, 50
 Phytium, 27
 Phytodietus, 98
 Phytoptus pyri, 59
 Phytoseidos, 63
 Phytoseiidae, 29, 56, 58, 59
 Phytoseiidos, 57
Phytoseiulus, 57, 58, 161, 167, 168
 persimilis, 58, 168
 spp., 167
 Picornaviridae, 133
 Picudo(s), 166
 alfalfa, de la, 161
 Anthonomus grandis, 174
 Pieris
 brassicae, 102, 109
 rapae, 136, 151, 167, 174
 sp., 166
 spp., 167, 171

Pimpla Ephialtinae, 98
 Pineus lavéis, 54
 Pipunculidae, 77
 Plaesius javanus, 163
 Plaga(s)
 maíz, en *v. Ostrinia nubilalis*
 tallo de pastos y trigo, del *v. Cephus pygmaeus*
 trigo *v. Mayetiola destructor*
 Platyasteridae, 72, 96, 97, 163
 Platyasteroidea, 97
 Platypilia carduidactyla, 148
 Pleidae, 50
 Pleistophora, 154
 Plodia interpunctella, 140
 Plusiine spp., 167
 Plutella
 maculipennis, 171
 xylostella, 99, 109, 137, 175, 177
 Plutellidae, 94, 99, 171, 175
 Podisus maculiventris, 48, 64
 Polilla(s), 32, 44, 100, 138
 dorso de diamante, 94, 99, 100
 gitana *v. Lymantria dispar*
 harina del Mediterráneo, de la *v. Ephestia kuehniella*
 manzana, de la *v. Cydia pomonella*
 Polistes, 171, 176
 annularis, 171
 Polydnaviridae, 133
 Polygonaceae, 26
 Pontania proxima, 108
 Pontederiaceae, 26
 Popillia japonica, 107, 117, 151
 Potentilla spp., 190
 Poxviridae, 133, 141
 Praon
 exoletum, 161
 spp., 165, 167
 Prionoxystus robiniae, 152
 Pristiphora erichsonii, 80
 Proctotrupidae, 72, 96
 Proctotrupoidea, 72, 83, 96
 Promecotheca caeruleipennis, 108
 Prorops nasuta, 107
 Prospaltella perniciosi, 161
 Proteaceae, 26
 Protozoarios, 110, 153, 157
 Protozoos, 109, 110, 111, 123, 153, 155, 157
 entomopatógenicos
 phylum de, 153
 trypanosomatidos, 153
 Pseudacteon, 78, 109
 spp., 78, 109
 Pseudaletia unipuncta, 175
 Pseudococcidae, 6, 32, 34, 54, 55, 63
 Pseudococcido, 87

Pseudococcus
 aphinis, 9
 spp., 167
 Pseudomonas, 27
 Psorophora, 127
 Psychidae, 55
 Psylidos *v. Psyllidae*
 Psyllidae, 6, 49, 89
 Psylloidea, 85
 Pteromalidae, 71, 72, 74, 76, 85-87
 Pulgón(es), 167, 174
 alfalfa, de la *v. Terioaphis trifolii*
 nogales, de los *v. Chromaphis juglandicola*
 Pyralidae, 8, 46, 55, 80, 93, 100, 107, 118, 136, 137, 150, 154, 163
 Pyrgotidae, 72, 77

Q

Quadraspidiotus perniciosus, 161, 173
 Quercus spp., 84, 85
 Quinchamalium chilense, 192

R

R. cardinalis, 39
 R. culicivora, 143
 Rabdionvirus oryctes, 161
 Raphanus sativus, 192
 Reduviidae, 29, 30, 50
 Reoviridae, 133, 139
 Retanilla ephedra, 192
 Rhabditida, 141, 149
 Rhabditidae, 149
 Rhabdoviridae, 133
 Rhipiceridae, 82
 Rhipiphoridae, 71, 82
 Rhizoctonia, 27
 Rhizopoda, 153
 Rhopalosiphum maidis, 35, 38, 109
 Rodolia cardinalis, 1, 34, 39, 63, 163
 Rogadinae, 101
 Romanomermis culicivora, 143
 Rosa amarilla *v. Tagetes erecta*
 Rosa spp., 85
 Rosaceae, 26
 Rosae, 96
 Rust mites, 25

S

S. affinis, 145
 S. anumali, 145
 S. araussei, 145
 S. carpocapsae, 147, 148, 150-152

- S. entomophila*, 122
S. exigua, 140
S. feltiae, 145, 147, 148
S. geminata, 78
S. glaseri, 145, 147, 148, 151, 152
S. intermedia, 145
S. invicta, 78
S. rara, 145
S. richteri, 78
S. riobravisi, 148
S. scapterisci, 147, 148
Salivazos, 156
Saltamontes, 44, 124, 126, 129, 154
Salticidae, 62
Salvinia molesta, 26
 v. l. Salviniaceae
Salviniaceae, 26
Sarcomastigophora, 153
Sarcophagidae, 72, 77, 130
Saturnidae, 137
Scaeva, 54
Scaphinotus spp., 40
Scapteriscus acletus, 148
Scarabacidae, 77, 107, 113, 114, 116, 122, 124,
 126, 134, 136, 138, 148, 151, 184
 caña de azúcar, de la *v. Oryctes tarandus*
Scatophagidae, 130
Scelio, 96
Scelionidae, 72, 96
Schistocera
 gregaria, 143
Sciaridae, 96, 148
Sciomyzidae, 29, 77, 79
Sciomyzidos, 79
Scirtothrips citri, 61
Sclerotinia, 27
Scolia oryctophaga, 107
Scoliidae, 107
Scolioidea, 72
Scolobatinae, 98
Scrophulariaceae, 26
Scyphanthus *elegans*, 192
Secernentea, 141
Senecio *adenotrichus*, 192
Sepedomerus *macroptus*, 79
Serratia *entomophila*, 122
Sialidae, 43
Signiphora *coquilletti*, 90
Signiphoridae, 89, 90
Siphoninus *phillyreae*, 92, 109
Sirex *noctilio*, 85
Sífidos, 69
Siricidae, 84, 85, 143
Sirícido madera, de la *v. Sirex noctilo*
Sisyrrinchium, *cuspidata*, 192
Sisyrrinchium *jluncum*, 192
Smicronyx *fulvus*, 104, 109
Solanaceae, 26
Solanum
 ligustrinum, 192
 melongena var. *esculenta*, 90
Solenopsis, 54, 78, 87, 109
 geminata, 78
 invicta, 54
 saevissima, 78
 spp., 78, 87, 109
Solidago spp., 190
Sophora *macrocarpa*, 192
Sosylus *v. Comperia*
Sotto *bacillus*, 118
Spalangiinae, 85
Spalgis *epius*, 55
Sphaerularidos, 142
Sphaerulariidae, 141
Sphecidae, 29, 54, 107
Spicarla, 127
Spilochalcis sp., 73
Spodoptera, 31, 62, 137, 138, 140, 145, 166
 exigua, 31, 137, 138, 145
 littoralis, 62, 137, 140
 litura, 62
Spodoptera *exigua*, 31, 137, 138, 145
St John's wort *v. Clusiaceae*
Staflinidos, 42
Staphylinidae, 29, 31, 42, 71, 82
Staphylinidos, 63
Stathmopoda, 55
Steinernema, 144, 145, 147, 148, 150
 carpocapsae, 145, 147, 150
 kushidai, 148
 riobravisi, 148
 scapterisci, 148
Steinernematidae, 114, 141, 142, 144
Steinernematidos, 142, 144, 147, 150, 152
Steneotarsonemus pallidus, 167
Stephanidae, 72, 97
Stephanoidea, 83, 97
Stethorinae, 64
Stethorus picipes, 167
Stigmacidae, 29, 56, 60
Stramenaila, 155
Stratiolaelaps sp., 60
Strepsiptera, 71, 82
Streptococcus *pluton*, 111
Stresiptera, 72
Stronwellsea, 129
Stylops, 82
Stylopsided, 82
Symphyta, 83, 84, 98
 sawflies, 98
Sympiesis, 89
Synanthedon tipuliformis, 152

- Syrphidae, 29, 51, 53, 54, 69, 85, 130, 171, 176, 198
Syrphus, 54
Syrphidos depredadores, 97
- T
- T. nubilale, 93
T. ostriniae, 93, 94
T. pennipes, 80, 81
T. pretiosum, 93
T. urticae, 58
T. vaporariorum, 90, 91
Tachinidae, 71, 72, 74, 77, 80, 100, 130, 177, 190
Tadradador(es), 148
asiático de maíz *v. O. furnacalis*
europeo del maíz *v. Ostrinia nubilalis*
Talaromyces, 128
Tanacetum
parthenium, 192
vulgare, 190
Tandonia
budapestensis, 149
sowerbyi, 149
Tanypodinae, 51
Taquinidos, 57, 80
Tatrophagous *prosperina*, 63
Tarsonemidae, 25
Tegenaria spp., 62
Telenomus, 96
Telospora, 153
Tenebrionis, 119
Tenodera aridifolia sinensis, 56
Tenthredinidae, 80, 84, 107, 108, 113, 156
Tenthredinoidea, 136
Tenuipalpidae, 60
Tephritidae, 86, 96
Terioaphis trifolii, 161
Termitas, 126
Tetracampidae, 87, 156
Tetradonematidae, 141
Tetradonematidos, 142
Tetranychidae, 25, 31, 59, 60, 63
Tetranychus
mcDanieli, 59, 167
spidermites, 168
spp., 167
urticae, 58, 59, 61, 161, 167, 174
Tetrastichus
incertus, 99
julis, 96
Tetraviridae, 133
Teucrium *bicolor*, 192
Thanasimus spp., 43
Theba *pisana*, 149
Therioaphis trifoli, 9
Thermoascus, 128
Thomisidae, 62, 203
Thripidae, 4, 29
Thrips, 9, 29, 46, 50, 51, 56, 63, 89, 123, 156, 195
depredadores, 29, 63
fitófagos, 56
plagas, 56
v. t. Thysanoptera
Thysanoptera, 4, 29, 31, 46
thrips, 29
Thysanopterous, 82
Tioxys *complanatus*, 161
Tiphia
popillivora, 107
vernalis, 107
Tiphidae, 107
Togaviridae, 133
Tomate *v. Lycopersicon lycopersicus*
Torulopsis, 64
Torymidae, 72, 85
Trevoa *quinquervia*, 192
Trialeurodes
abutilonea, 109
vaporariorum, 90, 109, 165
variabilis, 174
Trichoderma, 27, 124
spp, 124
Trichogramma, 70, 93, 109, 165-169, 171, 173, 176
brassicae, 169
evanescens, 171
minutum, 93
ostriniae, 93, 109
pretiosum, 93
sp., 166, 176
spp., 70, 165, 167-169, 173
Trichogrammatidae, 70, 72, 84, 93, 165
Trichoplusia ni, 127, 167
Trichoplusia spp., 136
Trichopoda, 80, 81, 109
pennipes, 80, 109
Trichopsidea clausa, 77
Trichopsia ni, 167
Trigo sarraceno *v. Fagopyrum esculentum*
Trigonalyidea, 83
Trioxy, 101, 161
pallidus, 161
Trissolcus *basalis*, 96, 109, 161
Trogoderma spp, 153
Trypanosoma spp., 153
Tylenchida, 141
Typanosomes, 153
Typhlodromus
occidentalis, 10
spp., 167

Typhoninae, 98
Tythius mundulus, 49

U

Umbellifera(s), 175, 177
Umbelliferae, 176, 189, 190
Unaspis euonymi, 36, 43
Uranotaenia, 127

V

V. lecanii, 128
Vairimorpha, 114, 154, 155
 necatrix, 114, 155
Veliidae, 29, 50
Verbenaceae, 26
Verrallia aucta, 79
Verticillium, 113, 125, 128, 156, 165, 166
 lecanii, 113, 125, 128, 156, 165, 166
Vespididae, 29, 54, 171
Véspidos, 55, 84
Vespoidea, 107
Vespula la, 82
VG, 134-137, 140, 156
 Heliothis armigera, de, 137
 palomilla del manzano, de la, 137
 Phthorimaea operculella, de, 136
 v. t. Virus granulosis, de la
Vicia
 fava, 190
 spp., 190
 villosa, 190
Viguiera revoluta, 192
Virus, 20, 27, 75, 76, 102, 109, 110, 112, 113,
 123, 131-141, 156, 157, 161, 165
 granulosis, de la, 102, 134-138, 156
 C. pomonella, de, 137
 v. t. VG
 Oryctes rhinoceros, 134
 poliedrosis citoplásmica, de la, 139, 140
 v. t. VPC
 poliedrosis nuclear, de la, 112, 113, 131,
 134, 136-138, 156
 A. californica, de, 137
 A. falcifera, de, 137
 Gilpinia hercyniae, de, 138
 H. sep, 137
 L. dispa, de, 137
 O. pseudotsugata, de, 137
 P. xylostella, de, 137
 S. exigua, de, 137

S. littoralis, de, 137

v. t. VPN

Vitis vinifera, 57

Viviana marifolia, 192

Voria ruralis, 167

VPC, 139

v. t. Virus de la poliedrosis citoplásmica

VPN

Anticarsia gemmantalis, de la, 137, 138

Autographa californica, de, 134, 137, 139

Malacosoma fragile, de, 136

Orgyia pseudotsugata, en, 134

poliedrosis nuclear, de la, 112, 131, 134-140,
 156, 165, 168

polilla gitana, de la, 138

v. t. Lymantria dispar

v. t. Virus

W

Wolbachia, 90

X

X. beddingii, 145

X. bovienii, 145

X. luminescens, 145

X. nematophilus, 145

X. poinari, 145

Xenorhabdus, 144, 145

nematophilus, 145

sp., 145

Y

Yponomeutidae, 137

Zetzellia mali, 60, 61

Zoomastigina, 153

Zoophtora, 125

Zoospora(s), 125

biflageladas, 155

dormante, 155, 156

móviles, 122

Z

Zoospora(s) v. L. giganteum, de

Zygiella spp, 62

Zygomycetes, 125, 128-131

Zygomycotina, 113, 125, 128

Índice analítico

A

Acacia, 39

Ácaro(s)

- control de, 34, 57, 58, 60, 63
- cultivos de vegetales, en, 58
- cultivos ornamentales, en, 58
- Euryophidae, de, 125
- invernaderos, en, 34

rojo(s), 44

taquínidos

- control de, 57

tetranychidos

- control de, 63

Aceites, 156

ADN, 133, 135, 141, 168

doble, 133, 141

infectivo, 135

recombinante, 168

simple, 133

Áfido(s)

calidad subóptima, de, 67

v. l. Índice taxa

control biológico, de, 35, 52

invernaderos, en, 52

control de, 38, 45, 51, 53, 104, 125, 156, 173

campo abierto, en, 52

invernaderos, en, 45, 51

papa, de la, 31

Aflatoxinas tóxicas, 111

Agente(s)

abióticos, 112

adecuados

- control de presas, de, 65

biológicos

- disponibles en el comercio, 57, 146, 165

bióticos, 3, 112

bióticos de mortalidad *v.* Enemigos naturales

- control biológico, de, 14, 27, 28, 30, 47, 56, 57, 59, 64, 71, 73, 77, 80, 83-86, 89, 99, 104, 105, 117, 124, 141, 147, 148, 150, 154, 157, 159, 160

control de mosquitos, de, 115, 143

control microbial, de, 112, 137

microbial

plagas de insectos, contra, 126

mortalidad natural, de, 77

Agricultores, 1, 7, 138, 165, 179, 186, 192, 193,

206, 208

con pocos recursos, 186

orgánicos, 208

tradicionales, 208

Agroecosistema(s), 2, 18, 22, 168, 171, 177, 179,

180, 183, 185, 193, 208

atributos estructurales del, 182

biodiversidad, cambios en la, 187

complejos, heterogeneidad de, 182

componentes de la biodiversidad, 179

diseño y manejo de los, 207

diversificados, 173, 185

equilibrio en, 18

funcionamiento de los, 180

modernos, 187

parasitoides y depredadores en los, 182

particulares en protección de cultivos, 178

policulturales, 173

simplificación de los, 22

Agroforestería, 193, 207

Agroquímicos

aplicación de, 124, 151, 169

Agrosilvopastoriles

sistemas tradicionales de, 178

- Aislamiento reproductivo, 69
 Ajicillo, 191
 Alfalfa, 9, 34, 35, 38, 46, 50, 66, 98-100, 105, 108, 124, 127, 137, 161, 171, 183, 184, 189, 190
 Algas cafés, 155
 Algodón, 31, 34, 49, 52, 66, 76, 86, 96, 120, 122, 124, 137, 165, 171, 176, 183, 184
 cultivos de, 46, 47
 v. t. Cultivo(s) intercalados
 Algodonero, 66
 Alguenita, 191
 Alimentación, 10, 24, 30, 32, 34, 36-38, 40, 43-47, 49, 52, 54-59, 64, 70, 71, 73-75, 78, 81-83, 85, 87, 90, 94, 98, 100, 101, 105-107, 135, 136, 149, 154, 173, 184, 189
 absorción, por, 82
 ácaros
 fitófagos, con, 64
 alternativas de, 65
 depredadores, de, 30, 32, 33, 46
 succión, por, 30
 específica, 58
 flores con nectarios, con, 94
 inhibición de la, 154, 184
 néctar, con, 78
 Alimento(s), 186
 alternativo(s), 60, 63, 101, 177, 189, 194, 206
 búsqueda del, 22, 68
 variación genética en la, 68
 disponibilidad de, 170, 182
 fuente de
 enemigos naturales, para, 189
 suministro constante de, 171
 suplementario(s), 63, 71
 aspersión de, 171, 176
 Almendros, 9, 140
 Almizcle, 192
 Alysiinae, 101
 Amebas entomophilicas, 153
 Amensalismo, 17
Anaphes flavipes
 morfología, 94
 v. t. Índice taxa
 Anélidos, 40
 Anfibios, 30
 Anilazina, 150
 Antagonistas, 27, 28
 Anthocoridos
 principales, 46
 v. t. Índice taxa
 Antibióticos, 90
Anticarsia gemmantalis
 control de, 125
 v. t. Índice taxa
 Antimicrobianos, 145
 Antocoridos, 46, 190
 Apareamiento, 42, 46, 69, 76, 99, 134
Aphidoletes aphidimyza, 51, 52, 53
 Apio
 campo, de, 190
 cimarrón, 190
 Arado, 172
 Araña(s), 29, 30, 40, 50, 60-62, 64-66, 68, 77, 87, 89, 172, 190, 205
 abundancia de, 174
 características biológicas de las, 61
 control biológico, en el, 61
 depredadoras
 familias de, 62
 v. t. Índice taxa
 Arañas rojas, 57
 Árboles
 deciduos, 93
 frutales, 56
 Arbustos ornamentales, 49
 Arroz, 42, 51, 156, 166
 cascarilla de, 46
 Arveja, 34, 46, 86
 Asincronía estacional
 evolución de, 69
 Asociación(es)
 alimentos en insectos, de, 68
 depredador-presa, 69
 insectos herbívoros con plantas, de, 68
 insecto-virus, de, 133
 nematodos e insectos, 142
 Aves de rapiña
 perchas para, 27
 Aves migratorias
 refugios de, 156
 Avispa(s)
 aguijón, sin, 92
 plaga, 79
 Azúcar, 101, 107, 127, 156, 166, 167, 169, 171, 172, 176, 189
 Azulillo, 192

 B
 Babosas, 29, 77, 79, 149
 especies de, 149
Bacillus thuringiensis
 descubrimiento de, 114
 v. t. Índice taxa
 Bacilos patógenos, 112
 Bacteremia, 115, 116
 aguda, 115
 Bacteria(s)
 ataque de, 124
 clasificación de las, 114
 especies que atacan los insectos, 115
 simbióticas, 147

- Bacteriemias, 114
- Bacteriosis, 114
- Baculovirus, 133, 134, 136-139
 - control biológico, en el, 138
 - control de plagas, en el, 139
 - desventajas, 138
 - modificados genéticamente, 138
 - productos basados en, 137, 138
 - transmisión de, 134
- Banano(a), 166
- Barrera(s), 69
 - implementación del control biológico, para, 169
 - movimiento de insectos, al, 189
- Batata, 166
- Bathyplectes* spp.
 - morfología, 98
 - v. t. Índice taxa
- Beauvericina, 111, 126
- Bendiocarb, 150
- Berinjena, 44, 48, 90
- Biodiversidad, 3, 170, 175, 177-183, 185, 186, 193, 206-208
 - abundancia de, 177
 - agroecosistemas, en, 175, 177
 - artrópodos, de, 180
 - asociada, 179
 - componentes de la, 179
 - funcional, 3, 178, 179, 183, 207
 - insectos, de, 180, 181, 186
 - planificada, 179
 - prácticas para incremento de la, 179
 - productiva, 179
 - reintroducción en monocultivos de, 189
 - selectiva, 208
 - simplificación de la, 22
 - tipo de, 177-179
- Bioinsecticida(s), 120, 138
 - bacteria entomopatógena, basado en, 116
 - control de lepidópteros, para, 118
- Biomasa, 180
 - producción de, 189
- Biota
 - destructiva, 179
 - funcional, 179
- Biotipos, 8, 64, 81, 163, 168
- Blastosporas, 128
- Boberin, 126
- Bombyx mori*
 - morfología, 114
 - v. t. Índice taxa
- Bosque(s)
 - bordes de, 100
 - desiduos, 140
 - pinos, de, 140
 - podados, 140
 - ripario(s), 187, 193-198, 206
 - subtropicales, 86
 - tropicales, 86
- Botón dorado, 190
- Brassica, 190, 191
 - v. t. Cultivo(s) intercalados, Índice taxa
- Brócoli, 42, 99, 185
- Bt, 118-122, 138
 - desactivación de formulaciones, 120
 - empleo exitoso de formulaciones de, 120
 - larvas afectadas por, 120
 - plagas que ataca, 121
 - presentaciones comerciales, 121
 - productos basados en, 121
 - residualidad, 120
 - v. t. Índice taxa
- Buprestidos, 83
- C
- C. carnea*, 45
 - comercialización, de, 45
 - morfología, 44
 - v. t. Índice taxa
- C. grandis*
 - morfología, 86
 - v. t. Índice taxa
- C. hesperidium*
 - control del, 89
 - v. t. Índice taxa
- C. kuwana*
 - morfología, 36
 - v. t. Índice taxa
- C. maculat*
 - morfología, 34
 - v. t. Índice taxa
- Cabras, 27
- Cadenas
 - alimentarias, 172
 - tróficas complejas, 180
- Café, 166, 191
- Calabaza, 166, 167, 185
 - v. t. Cultivos intercalados
- Calyx epithelium*, 141
- Camán, 192
- Camuflaje, 184
- Caníbal(es), 32, 43, 49, 58
- Capachito, 191
- Capex, 140
- Carábidos, 40
- Caracol(es), 149
- Carbamato, 156
- Carbaryl, 131, 170
- Cariofileno, 66
- Cebolla, 42, 48, 85, 185
 - cultivos de, 42

- Cebolleta, 192
- Cebos, 151
 - feromonas contaminados con hongo, de, 126
 - formulación en, 154
- Centros de producción de insectos entomófagos y entomófagos (CREEs), 165
- Cercopidos, 82, 113
- Cercos vivos, 173, 177, 188
- Cerdos, 27
- Cereza, 59, 107
- Cerezos, 188
- Chicharrita, uva, de la, 177
 - control de, 177
- Chicorea, 191
- Chilco, 191
- Chinche(s)
 - control del, 79
 - parasitados, 81
- Chipre, 39
- Cicadélido
 - café del arroz, del, 62
 - control de, 62
 - v. t.* Índice taxa
- Ciclamen, 152
- Ciclopeptidasa, 126
- Ciempíes, 40
- Gilantro, 190
- Ciruelo(s), 59, 104, 175
- Cítricos, 1, 6, 8, 9, 36, 39, 59, 124, 128, 148, 152, 161, 163, 166-168
 - campos de, 39
 - lavado periódico del follaje de, 171
 - plagas de los, 1
- Clarincillos, 191
- Cleptoparasitismo, 73, 107
- Clima(s), 3, 8, 35, 49, 54, 73, 99, 161-163
 - extremos, 169
- Cloroplastos, 122
- Clorpirifos, 150
- Coccinélido(s)
 - cría comercial de, 34
 - v. t.* Índice taxa
- Cochinillas, 36, 37, 44
- Coco, 108, 138, 161
- Cohn, 130
- Col(es), 137, 166, 167, 174
 - bruselas, de, 99
 - v. t.* Cultivos intercalados
- Coleópteros
 - banco de, 187
 - plaga de granos almacenados, 153
- Coliflor, 99
- Collembola, control de, 60
- Colonización(es), 17
 - artrópodos, de, 193
 - depredadores, de, 206
 - enemigos naturales, de, 161
 - periódica, 164, 166
 - repetidas, 161
- Comercialización
 - depredadores, de, 38, 46, 57, 59, 60, 87, 115, 122, 148, 151, 169
 - nematodos, de, 151
- Competencia, 4, 5, 8, 14, 17, 22, 74, 145, 155, 163, 181, 182
 - interespecífica, 4, 182
 - intraespecífica, 4
- Comunidad(es)
 - agrícola, dinámica de la, 171
 - compleja de insectos plaga, 188
 - ecológicas, 172
 - natural, 4, 5
- Conejos, 27
 - virus de la mixomatosis de, 27
- Conidias secundarias, 130
- Conidioforos, 129, 130
- Conservación
 - enemigos naturales, de los, 51, 170-172
 - medidas de, 160
- Contaminación transovarial, 136
- Control
 - microbiano, 123, 139
 - insectos, de, 125
 - natural, 3, 9, 24, 31, 54, 173, 177
 - agentes de, 2, 134
 - nivel económico de daño, debajo de, 31
 - plagas, de, 54
 - químico, 2, 7, 8
 - convencional, 2
 - respuesta rápida, de, 24
- Control biológico
 - aplicado, 3
 - augmentativo, 3, 138, 165, 167
 - autosostenido, 3
 - base del, 70
 - clásico, 5, 17, 27, 39, 51, 63, 86, 100, 159-161
 - desventajas del, 7
 - ecológico, 3
 - elementos de, 24
 - exitoso, 16, 24, 25, 28, 164, 165, 183, 209
 - familias dañinas para, 85
 - fortuito, 6
 - inicio del, 1, 39
 - inoculativo, 88
 - introducciones masivas, con, 94
 - natural, 3, 31, 80, 108, 170
 - objetivos del, 2, 5, 13
 - origen del, 1
 - pastos, en, 26
 - ventajas del, 6, 7
- Controlador(es)
 - biológicos, 62

- biológicos aumentativos
 - sistemas cerrados, en, 51
 - margarodidos, de, 79
 - natural(es)
 - enfermedades, de, 28
 - insectos plaga, de, 28
 - malezas, de, 28
 - plagas exóticas, de, 79
 - Copépodo, 132
 - Corcolén, 191
 - Core-core, 191
 - Cornalia, 132
 - Corredor(es)
 - diseño de, 189
 - distancia y frecuencia de los, 188
 - movimiento de enemigos naturales, para, 188
 - perímetro-área de los, 188
 - vegetal, 193
 - v. t.* Vegetación, faja de
 - Cortinas rompevientos, 187, 193
 - Cosecha, 20, 21, 91, 172, 183
 - potencial, 20
 - reducción de la, 20
 - valor de la, 27
 - Cría
 - enemigos naturales, de, 161, 162
 - huéspedes vivos, de
 - costo de la, 139
 - laboratorio, en, 6, 57, 162
 - liberación, y
 - enemigos naturales, de, 207
 - masiva
 - hospederos, de, 164
 - liberación, y, 165
 - metodología de, 164
 - Crisantemo, 190
 - Cuarentena, 8, 160, 161, 163, 164
 - Cucarachas
 - control de, 124
 - Cuerpos de inclusión, 133, 135, 139
 - Cultivo(s), 5, 8, 18, 20-22, 24, 31-35, 41, 45, 55, 57, 63, 77, 86, 91, 94, 99, 100, 104, 108, 111, 114, 120, 126, 127, 139, 150, 161, 164, 165, 167, 169-174, 177, 179, 182-184, 187, 189, 190, 192-195, 199-206, 208
 - aire libre, al, 51, 90
 - campo, en el
 - dispersión de, 173
 - cobertura, de, 40, 173, 188, 190, 193-195, 199, 202, 204-206
 - huertos frutales con, 207
 - diversidad de, 108
 - diversificación de, 182, 194
 - flores, de, 91
 - franjas, en, 173
 - intercalados, 137, 140, 167, 173, 174, 182, 184, 185, 190, 193
 - v. t.* Policultivo(s)
 - invernadero, bajo, 57, 89, 90
 - laboratorio, en, 156
 - lechuga, de, 149
 - maíz, de
 - convencional, 172
 - dulce, 93, 94
 - masivo, 157
 - medios artificiales, sobre, 142
 - métodos mecánicos de, 77
 - monoxénicos, 150
 - ornamentales, 91, 124
 - práctica de, 22
 - protección de las plagas, del, 184
 - quema de los desechos del, 171
 - sanidad de los, 208
 - solanáceos, 96
 - trampa, 174, 184
 - Curculiónidos, 118, 152
 - Curva de Lotka-Volterra *v.* Población(es), método para estudiar
 - CYD-X, 140
- D
- D. insulare*
 - morfología, 99
 - v. t.* Índice taxa
 - Daño(s), 1, 2, 5-8, 11, 18-21, 24, 25, 27, 28, 62, 76, 82, 85, 108, 111, 114, 120, 152, 185
 - causados por plagas, 11
 - prevención de, 81
 - Dauer juvenile*, 142, 145
 - DDT, 170, 176
 - Dedal de oro, 191
 - Defensas
 - contra otros depredadores, 68
 - depredador contra enemigos naturales, de, 68
 - Delia* sp., 42
 - Delta-endotoxina, 41, 111, 114, 119
 - Depredación, 14, 31, 43, 63, 176, 180, 184
 - Depredador(es), 1-4, 10, 16, 17, 24, 25, 28-34, 40-46, 48-69, 71, 74-76, 79, 81, 83, 92, 97, 106, 107, 112, 117, 134, 141, 154, 159, 163, 171-174, 176, 179, 180, 182, 184, 186-190, 192, 194, 195, 198, 204-206
 - ácaros, de, 31, 57
 - áfidos, de, 34, 35, 44, 51, 53, 54, 56, 64, 69
 - cultivos de algodón, en, 45
 - trigo, en, 189
 - agroecosistemas particulares, en, 31
 - alimentación de, 30, 42, 64, 65
 - v. t.* Alimentación

- arañas, de, 61
- biotipos, 66
- características de los, 30
- cereales, en, 40
- Coccinellidae, 34
- cochinilla, de la, 37
- común de la escama, 55
- criados en laboratorio, 25, 63
- culicidos, de, 51
- cultivos en franjas, en, 40
- diversidad de, 31, 180, 182
- emboscadores, 68
- escama del bambú, de la, 55
- escamas, de, 43, 54, 60
- especies, 31, 51, 55, 56, 66
- específicos
 - introducción de, 63
- estado adulto, en el, 30
- estado larval, en el, 30
- exótico(s)
 - introducción deliberada de, 63
- forraje, en, 40
- generalistas, 32, 40, 50, 51, 67, 194, 198, 204, 205
- Hemípteros en ambientes acuáticos, 50
- huevos de moscas, de, 42, 60
- huevos de *Musca doméstica*, de, 43
- huevos de plagas, de, 46
- huevos, de, 34, 43, 44, 63, 99
- impacto de los, 29, 65
- incremento de, 189, 190
- insectos, de, 29-31, 47, 63, 65, 68, 69, 74
- invertebrados, 65
- larvas, 65, 68
- larvas de moscas, de, 42
- larvas de *Musca domestica*, de, 43
- larvas, de, 43
- moscas blancas, de, 43, 44
- plagas de arroz, 56
- polífagos, 10
- presa, y la, 67
- Pseudococcidae, de, 54
- psyllido de la papa, del, 49
- suelo, del, 190
- thrips fitófagos, de, 46
- vertebrados, 30
- Diapausa, 53, 58, 104, 105, 169
- Diaprepes abbreviatus*
 - control de, 152
- Diatomeas, 155
- Dieldrin, 170
- Dimetoato, 131
- Díptero(s)
 - control de, 147
- Dispavirus, 140
- Dispersión, 8, 112, 136, 137, 145, 146, 173, 182, 188, 194, 195, 198, 206
- Diversidad
 - biológica, restitución de la, 170
 - depredadores y parásitos, de, 180
 - disturbio de la, 185
 - especies, de, reducción en la, 172
 - genética, 182
 - plantas, de
 - monocultivos, en
 - aumento de la, 176
 - selectiva, 185
 - trófica, 185
 - vegetal, 22, 180, 182, 185, 186, 188
 - agroecosistemas, en, 180
 - estrategias para, 187
 - incremento de la, 182, 185
 - paisaje, en el, 188
- Doom, 117
- Dormancia, 99, 110, 131
- Dosis establecidas para enemigos naturales, 168
- Douglas fir forests, 140
- Ducha conidial, 130
- Durazno, 49, 59, 106, 174
 - huertos de, 156
 - v. t.* Cultivo(s) intercalados
- E
- E. grylli*
 - limitaciones como agente de control
 - biológico, 129
 - v. t.* Índice taxa
- E. terebrans*
 - morfología, 100
 - v. t.* Índice taxa
- Ecología
 - insectos introducidos, de, 34
 - paisaje, del, 171
 - plaga, de la, 11
 - poblaciones, de, 17
 - teórica, 17
- Ecológico(a)(s)
 - alternativas, 109, 122
 - conexión, 206
 - enfoque, 172, 179
 - principios, 160
 - problemas, 2
 - procesos, 178, 180
 - emulación de, 185
- Economía de escala, 169
- Ecosistema(s), 22, 160, 164, 175
 - agrícolas, 3, 172
 - eventos de alteración en, 172
 - balanceado, 22
 - cambios de un, 22
 - naturales, 22

- simplificación de un, 22
 - terrestres, 172
 - tropicales, 17
- Ectoparasitismo, 74
- Ectoparasitoide(s), 73, 74, 86, 97, 102, 107
 - cocuns de insectos, de, 98
 - gorgojo, del, 86
 - grillos, de, 107
 - larvas de Lepidoptera, de, 102
 - larvas expuestas, de, 98
 - larvas, de, 98
 - pupas, de, 98
- Ectoparásitos, 74
- Emboscadores, 64
- Emigración, 11, 173
 - prevención de la, 174
- Encapsulación, 89, 99
- Endoparásito(s), 74, 91, 97
 - primarios
 - moscas blancas, de las, 91
- Endoparasitoide(s), 73, 74, 77, 79, 80, 82, 84, 96, 98, 101, 168
 - adultos de Coleoptera, de, 101
 - áfidos, de, 101
 - coleópteros, de, 84
 - grillos, de, 77
 - huevos de Díptera, de, 101
 - huevos de insectos, de, 168
 - huevos de Lepidoptera, de, 101
 - larvas, de
 - Coleoptera, de, 101
 - Diptera, de, 101
 - escarabajos, de, 77
 - Hymenoptera, de, 98
 - Lepidoptera, de, 98, 101
 - sytrphidos, de, 98
 - ninfas, de
 - Hemiptera, de, 101
 - pupas, de
 - dípteros, de, 82, 96
 - Lepidoptera, de, 98
 - solitarios, 80
- Endospora, 115, 118
- Endotoxina(s), 41, 110, 120
- Enemigo(s)
 - especialistas, 16
 - generalistas, 16
 - natural(es), 1-10, 13, 15, 17, 18, 22, 24, 25, 28, 29, 31, 32, 41, 47, 55, 66, 70, 71, 74, 92, 93, 95, 104, 106, 117, 126, 127, 136, 159, 160-168, 170-178, 180-184, 186-190, 192-195, 198, 206, 208
 - ausencia de, 5, 105
 - biología del, 164
 - complejo de, 162
 - conservación de, 51, 170, 172, 205
 - disminución de, 164
 - distribución de, 1
 - diversidad y abundancia de los, 175
 - dominantes, 74
 - eliminación de sus, 9
 - específicos, 159
 - establecimiento de, 161-163
 - exóticos, 6, 8, 159, 164
 - importación de, 159
 - incremento de, 174, 187, 207
 - introducción de, 17, 89, 159, 160,
 - ivernación de los, 189
 - nativos, 6, 8, 41, 104
 - plagas del algodón, de las, 47
 - potenciales, 162, 165
 - regulación de poblaciones, 159
 - reintroducción de, 164
 - taladrador asiático del maíz, del, 93
- Enfermedad(es), 109-112, 114-116, 124, 125, 129, 130, 132
 - bacteriana de las abejas, 111
 - causadas por patógenos, 109
 - funga(es), 124, 130
 - gusano de seda, del, 132
 - humanos, en, 25, 141
 - infecciosas, 109
 - insectos, en los, 110, 122, 124, 153, 156
 - lechosa, 114, 116
 - plantas, en las, 141
 - vertebrados, de, 153
- Entomofauna
 - biodiversidad vegetal, asociada a la, 206
 - diversidad y abundancia de, 194
- Entomopatógeno(s), 115, 124, 134, 136, 147, 149, 155-158, 165, 168
- Entomopoxvirus, 141
- Epizootia(s), 120, 123, 124, 126, 129-131, 134, 136
 - moscas domésticas, en, 130
- natural(es), 123
 - baculovirus, de, 136
- saltamontes, de los, 129
- Equinácea, 190
- Escama(s)
 - algodonosa
 - control biológico de la, 34, 36, 88
 - v. t.* Índice taxa
 - asiática, 43
 - cítricos, de los, 79
 - coco, del, 34
 - control de, 34
- Hemiberlesia latania*
 - control de, 60
 - v. t.* Índice taxa
- Escarabajo(s)
 - crisomélidos
 - parasitoides, de, 40

hoja de los cereales, de la
 control de, 94, 95
 v. t. Índice taxa
 japonés
 control del, 117
 v. t. Índice taxa
 Espárrago, 34, 44, 48
 Espinaca, 44
 Espora(s)
 descanso, de, 129, 131
 móvil(es), 123
 Esporangios, 132
 Esporulación, 111, 117, 118, 128, 130
 Esquistosomiasis
 hospederos intermediarios de, 25
 Estenófagos, 64
 Esterilización, 2, 142, 143
 avispa hembras, de, 143
 hembras de la mosca del ganado, de, 143
 hospederos, de los, 144
 Esterilización, 2
 Estiércol
 aplicación de, 40
 suelos fertilizados con, 60
 Estrés
 climático, 28
 falta de alimento, por, 120
 físico
 nematodo sensible al, 150
 Estroma
 fungoso, 128
 viral, 135
 Etoprop, 150
 Eugregarines, 153
 Exotoxinas, 110
 Exudados químicos dañinos, 68

F

Fauna
 artrópodos, de, 160
 benéfica, 24, 187, 208
 huertos, de los, 187
 nativa
 phytoseidos, de, 57
 suelo, del, 179
 Fenarimol, 150
 Fermentaciones líquidas, 151
 Feromonas, 66, 138
 uso de, 2
 Fertilizantes, 22, 24, 31, 150, 165
 aplicación indiscriminada de, 24
 inorgánicos, 24
 químicos, 22, 31

Fincas, 87, 130, 172, 189
 incremento de diversidad en las, 193
 lecheras, 87, 130
 Fitófagos, 8, 17, 31, 49, 56, 83-85, 97
 crecimiento exponencial de, 173
 Fitopatógenos, 3, 168
 Flagelados, 153
 Flor(es)
 granada, de, 192
 san José, de, 192
 siembras sucesivas de, 173
 viuda, de la, 191
 Flora, 179, 191
 Foréticos, 82
 Fosfolipasas, 111
 Frambuesa, 152
 Fresas, 57, 58, 90, 149, 152
 v. t. Cultivo(s) intercalados
 Fríjol, 32, 34, 48, 100, 106, 108, 166, 184
 v. t. Cultivo(s) intercalados

G

G. occidentalis v. Galendromus occidentalis
 Gailardia, 190
Galendromus occidentalis, 59
 morfología, 59
 v. t. Índice taxa
 Gametofitos, 132
 Garrapatas, 87
 Gemstar, 138, 140
 Genes de resistencia a descendencia, en la, 10
 G-nulin, 134
 Gorgojo
 control del, 76, 148
 v. t. Índice taxa
 Goteo o llovizna, 91
 invernaderos, en, 91
 v. t. Liberación, métodos de
 Granjas avícolas, 87
 Gregarines, 153
 Grillo(s), 56, 77, 82, 124, 148, 153, 154
 control del, 77
 Guam, 39
 Guayaba, 166
 Gusano
 bellotero, 31
 v. t. Índice taxa
 col introducido, de
 control del, 102
Gypchek, 137, 138
Gypsy moth
 control de, 79
 v. t. Índice taxa

H

Haba, 190

vellosa, 190

verde, 190

Hábitat(s)

agrícolas, 30, 180

cambio drástico de, 5

cambios en diversidad del, 186

circundantes, modificación de, 173

complejos, 175

diseño estrategia de manejo del, 192

enemigos naturales, para, 189

especiales, 51

fragmentación del, 172

hibernación, para, 171

hospederos alternos, para, 175

húmedos, 66

insectos benéficos, para:, 187

manejo

agroecológico del, 206

efectivo del, 189

natural(es), 30, 151, 155

destrucción del, 24

no cultivados

alrededor de campos, 172

protegidos

insectos en, 152

recursos del, 182

refugio, de

enemigos naturales, para los, 173

plagas de los, 175

riesgos de predación en los, 68

riparios, 206

Halo blanco, 128

Herbicidas, 24, 124, 150

2,4-D, 150

Herbívoros

competencia entre, 181

regulación de, 31

uva, de la, 194

Hibernación, 189

enemigos naturales, de, 174

Hifas

clases de, 122

hongos, de, 40

Hileras de cultivos

adyacentes a vegetación natural, 174

control biológico en las, 187

Hinojo, 190, 191

prado, de, 190

Hiperparasitismo, 70, 73, 80, 97

Hiperparásito(s), 87, 96, 104, 182

resistencia a, 102

Hiperparasitoide(s), 85, 87, 89, 97, 98, 141, 162

áfidos, de, 97

braconidos, de, 85

parasitoides de escamas, de, 89

parasitoides de moscas blancas, de, 89

Hippodamia convergens, 38, 64

Histopatología

hongos, de, 126

Hongos(s), 2, 54, 96, 109, 110, 113, 122-126, 128, 129, 131, 155-157

acuáticos, 124

agente control biológico, como, 131

antagonistas, 124

ciclo de vida, 123

clasificación, 122

control de insectos, para, 124

desarrollo comercial, 124

entomopatógeno(s), 123, 124, 126

insectos susceptibles a, 124

específicos a un grupo de insectos, 124

infección, por, 123

negro, 190

patógeno(s), 123, 124

propagación asexual, según, 132

rango amplio de hospederos, con, 124

reproducción de, 123

usos de los, 156

Hopland, 193, 196, 198, 199, 202, 204, 205

Hormiga(s)

control de, 78

nativas

conservación de especies de, 54

v. t. Índice taxa

Hospedero(s), 10, 15, 16, 25, 41, 42, 61, 64, 70,

71, 73-76, 78, 83, 86, 89-92, 94-97, 99-102,

104-106, 108-112, 115, 119, 123, 124, 126,

127, 129, 130, 132-134, 136, 137, 141-149,

152-155, 157, 160, 169, 171, 180, 182, 187, 190

alternativos, 10, 190

alternos, 171

capacidad reproductiva, 153

cicadélido, 202

v. t. Índice taxa

escarabajo de la hoja de los cereales, 95

intermediarios, 25

natural

adaptación al, 86

poblaciones bajas del, 76

rango de, 27, 48, 122, 125-127, 129, 130, 132, 138, 139, 141, 144, 146-148, 154, 155

reducción de los, 171

vivos, 133

Huasita, 191

Huertos

almendros, de, 107, 168

asperjados con insecticidas, 187

frutales, 10, 50, 173, 176, 188, 193, 207

alta densidad, de, 188

- manzanos, de, 62, 187
- orgánicos, 187
- Huésped(es), 186
 - alternativos *v.* Presa(s) alternativas
 - formadores de agallas, 85
 - móvil(es), 74
 - muertos, 74
 - paralizados, 74
 - parasitoide, más grande que, 75
 - stylopsided, 82
 - v. l.* Índice taxa
- Huevo(s), 12, 13, 30, 32-49, 52, 53, 57-59, 69-71, 73-77, 80-82, 84, 85, 87, 89, 90, 92-99, 101, 102, 107, 136, 142-144, 155-157, 168, 169, 175, 177, 190, 194, 195, 198, 199
 - ácaro rojo europeo, del, 60
 - chinchés, de, 47
 - gusano del tabaco, del, 49
 - insectos, de, 46
 - lepidópteros, de, 47
 - reabsorción de los, 75
 - saltamontes, de, 44
- Huillis, 192
- Huismo(s), 192
 - rosado, 192
- Hymenoptera parasítica, 83
- I
- Imidacloprid
 - insecticida, 184
- Inclusiones virales, 110, 133-136, 141
 - poliédricas, 134
- Infección(es), 110, 111, 114-116, 120, 123, 124, 126-136, 139, 142-144, 146, 149, 151-155
 - bacteria *Wolbachia*, por, 90
 - v. l.* Índice taxa
 - baculovirus, por, 139
 - v. l.* Índice taxa
 - ciclos de, 135
- Infestación
 - nivel de, 20
 - plaga, de una, 20
 - reducción de, 31
- Immigración, 11
 - prevención de, 184
 - tasas de, 18
- Inoculación(es)
 - estacional(es), 32
 - cultivos al aire libre, en, 34
 - tempranas, 94
- Insect pathology*, 112
- Insectarios, 1, 39, 46, 162, 169
 - aire libre, al, 169
 - construcción de, 162
 - producción de enemigos naturales en, 164
 - venta en, 38, 56
- Insecticida(s), 8, 9, 33, 57, 94, 112, 114, 115, 118, 126, 131, 138, 150, 158, 170, 184, 187
 - amplio espectro, de, 8, 33
 - daño directo de los, 24
 - microbiano(s), 112, 126, 158
 - organofosforado, 9
 - químicos
 - alternativas ecológicas a los, 109
 - eliminación de, 176
 - sintético, 114
 - uso de, 6, 9, 31
- Insecto(s)
 - benéficos, 6, 63, 176, 186, 189, 190, 192
 - dispersión de, 198
 - introducción de, 8
 - sobrevivencia y reproducción de, 171
 - chupadores, 6, 123, 124
 - depredadores, 31
 - desfoliadores, 151
 - diminutos, 82
 - dispersión de, 188, 198
 - enfermos, 112, 141, 162
 - v. l.* Hiperparasitoides
 - entomófagos, 3, 161, 173, 187
 - factores de mortalidad para, 71
 - foliares, 151
 - hospederos, 137, 139
 - huésped, 135, 136
 - infectados
 - nematodos, con, 142
 - inmaduros
 - consumo de, 48
 - neutrales, 194, 205
 - parasitoides, 70, 71
 - v. l.* Índice taxa
 - pastos, en, 47
 - pequeños, 32
 - plaga, 48, 70, 123, 147, 151, 1532, 170, 185, 194
 - sanos, 112
 - tropical, 86
- Instar(es) larvales, 132, 142, 143
- Introgresión genética, 177
- Invernadero, 53, 89, 124, 165, 167
 - cultivo en, 57
- Invertebrados, 24-26, 55, 56
 - peligro de extinción, en, 55
- Isazofos, 150
- Ishiwata, 114, 118
- J
- Japademic, 117

K

- Kairomonas, 59, 182
- Koebele, Albert, 36, 88
 - v. l.* Pionero(s), control biológico

L

- L. grandis*
 - morfología, 40, 41
 - v. l.* Índice taxa
- Laboratorio de Control Biológico del USDA, 105
- Laboreo
 - repetido, 171
 - tierra de la
 - modificación en el, 171, 172
- Lagartija(s), 30
- Langosta(s), 56, 82, 124, 142, 144, 154, 157
- Larva(s)
 - ácaros, de, 40
 - alas de encaje, de, 68
 - alimentación de, 32, 38
 - arañas, de, 55
 - chrysopa, de, 30
 - coccinélidos, de, 32
 - colémbolos, de, 40
 - coleópteros, de, 48, 125, 148
 - dauer*, 149
 - dípteros, de, 40, 119
 - escarabajo(s), de, 39, 40
 - gorgojo, de, 76, 98, 99, 105
 - himenópteros, de, 40
 - homópteros, de, 40
 - hormiga león, de, 68
 - infectadas, 116, 126, 131, 135, 139, 146, 155
 - lepidóptero(s), de, 40, 44, 46, 48, 50, 55, 84, 113, 118, 119, 121, 125, 127, 134, 136, 139, 154, 176
 - minador, del, 106
 - mosquitos, de, 30, 124
 - opilionidos, de, 40
 - palomillas, 97
 - parasitoides
 - babosas, de, 77
 - Spodoptera littoralis, de, 62
 - trigonalido, del, 84
 - triungulin, de, 82
- Lecopntivirus, 140
- Leguminosas, 35, 96, 190, 193
- Lepidoptera
 - pupas de, 85
- Lepidóptero(s)
 - control de, 93, 125
 - granos almacenados, de, 114
 - depredadores, 56

- Levaduras, 64, 122, 123
 - mutualistas, 123
- Ley de ciclos periódicos *v.* Población(es), método para estudiar
- Liberación(es), 25, 30, 32, 39, 45, 63, 76, 91, 93, 94, 138, 157, 164-166
 - aumentativa(s), 164
 - cuerpos de agua, en, 30
 - invernaderos, en, 32
 - continuas, 163
 - directas en los campos, 63
 - discontinuas, 91
 - eficacia de las, 94
 - escarabajos, de, 39
 - inoculativas, 93, 94, 157, 164
 - inundativa(s), 91, 93, 94, 164, 169
 - avispa, de, 168
 - masivas, 45, 76, 93
 - métodos de
 - invernaderos, en, 91
 - periódica(s), 63, 157, 164
 - plaga, de la, 91
 - progresivas, 76
- Linaje monofilético, 83
- Linderos, 187
- Lipasas, 127
- Liuto, 191
- Lobularia, 190
- Lombrices de tierra, 175
- Loque americana, 115

M

- M. alberti*
 - morfología, 88
 - v. l.* Índice taxa
- Machos
 - partenogénicos, 76
- Madex, 140
- Maestri, 132
- Magnolia, 39
- Maíz, 7, 34, 35, 42, 44, 46, 48, 60, 80, 94, 96, 100, 122, 124, 137, 148, 150, 154, 166, 167, 169, 172, 174, 184, 190, 191
 - dulce, 94, 96
 - v. l.* Cultivo(s) intercalados
- Malatión, 131
- Maleza(s), 3, 8, 17, 24, 26, 40, 96, 163, 168, 170, 175, 176, 179, 187, 189, 193
 - áreas de, 100
 - control con herbicidas y arado, 176
 - control de, 163
 - arado, con, 170
 - herbicidas, con, 170
 - eliminación de, 175
 - exóticas, 8

- floración, en, 175
 - bordes de, 177
 - pastos, en, 163
 - presencia de, 108, 182
 - resistentes a pesticidas, 9
 - Mamestrin, 140
 - Manejo Integrado de Plagas *v.* MIP
 - Maní, 174
 - v. t.* Cultivo(s) intercalados
 - Manzana(o)(s), 34, 44, 48, 49, 52, 57, 59, 60, 100, 106, 137, 168, 188
 - control de áfidos en, 173
 - huertos de, 31, 62, 187
 - Manzanilla, 191
 - Manzanillón amarillo, 191
 - Mariposa(s), 84, 97, 126, 171
 - Mariquita(s), 32, 33, 35, 38, 39, 63, 126, 189
 - alimentación de, 32, 33
 - v. t.* Alimentación, depredadores, de
 - manchas rosadas, de
 - morfología de, 32
 - siete manchas, de, 33, 35
 - v. t.* Índice taxa
 - Matico, 191
 - Mayu, 192
 - Medidas reactivas, 208
 - v. t.* Insecticidas
 - Medio ambiente, 16, 17, 65, 108, 110, 111, 142, 144, 152, 170
 - contaminación del, 122
 - modificación del, 189
 - protección contra las condiciones extremas del, 151
 - Mejoramiento genético
 - depredadores, de, 168
 - enemigos naturales, de los, 164, 207
 - parasitoides, de, 168
 - Menta, 190
 - Mermitidos asociados a insectos acuáticos, 144
 - Mesmetil-destrucina, 126
 - Metchnikoff, 126
 - Michay, 191
 - Micotoxinas, 126
 - Microbiología
 - insectos, de, 132
 - Microclima(s)
 - condiciones del, 182
 - modificación del, 172
 - Microhábitats, 66, 173, 176
 - Microorganismos
 - causantes de infección, 110
 - patógenos, 109, 111
 - insectos, de, 111
 - simbióticos, 64
 - suelo, del, 177
 - Microsporidia, 113, 153
 - Microsporidio(s), 154
 - disponible comercialmente, 154
 - infecta insectos, que, 154
 - potencial comercial con, 155
 - Mielecilla, 30, 37, 38, 44, 52, 55, 78, 90, 100, 101, 106, 189
 - producen los áfidos, que, 38, 189
 - sustitutos artificiales de la, 45
 - Minadores, 44, 89, 106
 - control de los, 106
 - MIP, 58, 64, 68
 - diseño de estrategias del, 188
 - invernaderos, en, 58
 - programas de, 53
 - Moho acuático, 155
 - Molusco(s), 40, 79
 - Galba viridid, 79
 - Molusquicida(s)
 - biológico, 149
 - químicos, 149
 - Monjita, 192
 - Monocíclico, 129
 - Monocultivo(s), 22, 24, 108, 166, 178, 181-183, 186, 195, 199, 202, 204
 - condiciones de los, 24, 183, 186
 - diversidad vegetal en los, 186
 - expansión de los, 186
 - gran escala, de, 108
 - Monofilético, grupo, 69
 - Moras silvestres, 175, 177
 - Mortalidad, 4-6, 11-14, 16, 30, 31, 53, 59, 60, 78, 102, 104, 105, 108, 127, 136, 151, 152, 182, 183
 - adultos, de, 12
 - causas de, 12
 - factores de, 11, 12, 14, 16-18, 65, 71, 154
 - huevos de la polilla de la manzana, en, 31
 - huevos del gusano de la raíz, de los, 60
 - huevos, larvas y pupas, de, 12
 - insectos, de, 151
 - Mosca(s) blanca(s)
 - control de, 92, 93, 125
 - cultivos de tomate, en, 49
 - introducción de, 91
 - invernadero(s), en, 34, 49, 89
 - Mostaza silvestre, 190
 - Mulch, 40
 - Mutualismo, 17, 145
- N
- Nábidos depredadores, 49
 - Narcisus, bulbos de, 54
 - Natri, 192

Naturalista, 162
 Nebraska, 130
 Néctar, 30, 32, 36, 38, 44, 52, 54, 71, 83, 101, 106, 172-174, 176, 177, 179, 182, 186, 189, 192, 194, 205, 206
 fuentes de, 100, 173, 176
 plantas en floración, de, 189
 Nematicida fenamifos, 150
 Nematodo(s)
 agentes de control biológico, como, 151
 asociados con insectos, 141
 lepidópteros, 143
 ciclos de vida, 142
 control biológico, en el, 113
 control del gorgojo, para, 149
 eliminación de, 147
 entomopatógeno(s), 141, 145-152
 parásito, 149
 langostas, de, 144
 mosquitos, de, 143
 raíces, en las, 156
 restricción de la actividad de los, 152
 Neocheck-S, 140
 Nexos tróficos, 185
 Nidos artificiales, 171, 176
 Ninfas
 chinchas, de, 47
 jóvenes, 48
 neurópteros, de, 49
 prepupa, 90
 Nogales, 161, 170, 176
 Nucleotidasas, 111
 Nueces, 96, 140, 167
 Nutrientes, ciclo de, 177

 Ñ

 Ñancolahuén, 192
 Ñipa roja, 191

 O

O. nubilalis
 control de, 100
 v. t. Índice taxa
 Oligófagos, 64
 Oliva, 39, 49
 Oreganillo, 192
 Organofosforados, susceptibilidad a, 156
 Ortópteros, 56, 82, 141
 Ovejas, 27
 Oviposición, 16, 65, 70, 75, 76, 78, 80, 82, 88-90, 94, 95, 97, 99, 100, 102-105, 134, 141, 144, 165, 171, 176, 198
 interrupción de la, 174

P

P. maculiventris
 morfología, 49
P. ornigis
 morfología, 106
 v. t. Índice taxa
P. persimilis
 morfología, 58
 v. t. Índice taxa
 Pájaros, 30
 insectívoros, 30
 peligro de extinción, en, 55
 Papa(s), 34, 35, 41, 45, 46, 48, 52, 66, 122, 124, 136, 149, 166, 167, 184
 cultivos de, 31, 41, 44, 48
 transgénica(s), 41
 Parálisis tetánica, 126
 Parasítica(s), 26, 81, 104, 143, 191
 Vespoidea, 107
 Parasitismo, 14, 41, 63, 71, 76, 78, 81, 86, 87, 91, 94, 97, 99, 101, 102, 104-106, 108, 141, 143, 163, 165, 166, 170, 173, 175-177, 184, 193, 195, 198, 199, 202
 cicadélidos, de, 175
 gusano de la alfalfa, del, 175, 177
 gusano ejército, del, 175
 hileras de repollos, en, 175
 niveles de, 94, 100, 107, 143, 198
 parasitismo, del, 173, 174
 tasas de, 202
 Parásito(s), 2, 17, 69, 84, 112, 117, 122, 128, 133, 139, 141, 142, 153, 159, 171, 173
 animales, de, 153
 facultativo(s), 142, 156
 huevos, de, 175, 177
 intracelulares obligados, 133
 larvas de los mosquitos, de, 155
 obligados, 117, 139, 142
 insectos, de, 142
 Parasitoide(s), 1-4, 10, 16, 24, 28, 29, 31, 33, 34, 40-42, 49, 55, 61-65, 67, 69-77, 79-85, 87, 89, 91-99, 101, 103, 105-109, 112, 134, 154, 159, 161-163, 165, 168, 170-174, 176, 179, 180, 182, 184-190, 192, 194
 adulto(s), 70, 71, 87
 áfidos, de, 55, 89
 artrópodos, de, 83
 benéficos, 85, 184
 chinche(s), de, 81, 96
 Miridae, 105
 cicadélidos, de, 107
 ciclo de vida de los, 70, 73, 74
 clasificación, 74
 depredadores, de, 85
 Diptera, de, 85

- diversidad de, 25, 108
- ectoparasitoides, 73
- eficaces, 16
- enemigos naturales, como, 70
- escamas, de, 55, 79, 89
- especialistas, 41
- especies, 85, 107
- específicos, 70
- gorgojo, del
 - de alfalfa de la, 98
 - egipcio de la alfalfa, 98
 - tallo de girasol, del, 104
- gregario, 74
- hábitos reproductivos de los, 70
- hormigas, de, 77, 87
- huésped de, 70
- huevos, de, 87, 93, 94, 96
 - araña venenosa, de la, 26
 - chinchas, de, 96
 - insectos, de, 87, 89, 93, 94
 - taladrador, del, 94
- Hymenoptera, 83
- idiobiontes, 74-76
- incremento de la eficiencia de los, 171
- inmaduro, 70
- insectos, 77, 79, 85, 87
- insectos, de
 - formadores de agallas, de, 85
 - orden Homoptera, del, 79
 - plaga atacados por los, 74
 - que atacan tallos y madera, de, 87
- internos de arañas, 77
- introducidos
 - nemestrinidos, 77
- jóvenes, 74
- koinobiontes, 74
- larvas, de
 - coleópteros, de, 83, 107
 - depredadores, de, 85
 - escarabajos, de, 96
 - pupas de abejas, y, 107
 - pupas de avispas, y, 107
- Lepidoptera, de, 86, 87
- modo de vida típico de, 73
- moscas blancas, de, 89, 90
- mosquitos, de, 96
- multivoltinos, 73
- nativos, 80
- plagas nativas, de, 108
- plagas, de, 96
- prepupas, de, 107
- primarios de especies benéficas, 97
- proovigénicos, 75
- pseudococcidos, de, 89
- psylidos, de, 89
- pupas de moscas, de, 85
- sinovigénicas, 75
- superfamilias, 83
- univoltinos, 73
- Pastizales, 8, 46, 147, 149, 189
- Pasto(s), 148, 161, 166
 - bordes de, 185, 190
- Pasturas, 122
- Patogenicidad, 111, 126
- Patógeno(s), 2, 3, 25, 27, 28, 109, 110, 112, 114, 116, 122, 123, 127-129, 132, 154, 157-159, 165, 179, 189
 - áfidos, de, 129
 - control biológico, en el, 113, 157
 - controladores biológicos, como, 109
 - crecimiento exponencial de, 173
 - cultivo artificial de, 110
 - entomófagos
 - toxinas que produce, 110
 - escamas, en, 128
 - facultativos, 110
 - mosquitos, de, 127
 - insectos, de, 112, 114, 115, 128, 165
 - larvas de mosquitos, de, 154
 - obligados, 110, 122, 132
 - potenciales, 110
 - producción, de, 117
 - propiedades de los, 111
 - resistentes a pesticidas, 9
 - transmisión de, 109
 - vertebrados, de, 27
- Pellets de metiocarb, 149
- Pepino, 166
- Perales, 92, 188
- Permetrina, 131
- Pesticida(s), 6, 7, 9, 10, 22, 31, 59, 63, 89, 138, 139, 156, 165, 168-170, 172, 183
 - aplicación de, 9, 40, 170, 172
 - espiral negativo de los, 22
 - organofosforados, 9
 - químicos, 170
 - sintéticos, 138
 - susceptibilidad a los, 156
 - uso continuo de, 108
- Phytosciidos, 57
- Pichi, 191
- Picudo de la alfalfa
 - control biológico del, 161
 - diseminación, 161
- Pimentón, 166
- Pimiento, 44, 86
- Pimpinela rosa, 191
- Pino
 - plantaciones de, 85
- Piretro de jardín, 192
- Plaga(s)
 - abundancia de, 19, 31

- Aculeta*, de, 85
- agrícolas, 6, 80, 118, 159, 160
- algodón, del, 47
- arroz, del, 62
- biología de la, 22, 162, 164
- ciclo de vida de la, 28
- comunes, 49
- control de, 89
 - cítricos, en, 54
 - específicas, 61
 - exóticas, 29, 40, 46, 54, 61, 63, 107
 - extinción, sin, 61
 - historia, 54
 - productos almacenados, de, 60
 - suelo, del, 151
- cultivos agrícolas, de, 152
- cultivos, de, 25
- desarrollo de, 22, 31
- dominantes, 164
- exótica(s), 32, 80, 148, 159
- control de, 29, 30, 40, 46, 54, 61, 107
 - introducida, 159
 - supresión de, 29
- Hymenoptera, 85
- identificación de la, 27
- importadas, 8, 159
- introducidas, 63
- manejo de, 3, 18, 20, 62, 207
 - diseño de sistemas para, 11
 - ecológico, 121, 152, 208
- mortalidad de especies, 30
- nativas, 8, 32, 63
 - supresión de, 29
- pastizales, de, 152
- plantas ornamentales, de, 43
- reducción de, 2, 160
- regulación de, 18, 153, 159, 173, 178, 193, 205
- resistencia de la
 - organofosforados, a los, 8
- resistentes a pesticidas, 9
- secundarias, 9
 - inducidas, 24
- severidad de una, 22
- suelo, del, 125, 152
 - coleópteros, 124
- supresión de, 29
 - sistemas acuáticos, en, 51
- tolerancia de, 22
- únicas, 164
- vertebradas, 168
- volumen de, 28
- yuca, de la, 74
- Plaguicidas, 10, 24, 186, 189
 - cereales, en, 187
 - eliminación de, 182
- Planta(s)
 - aumento de especies de, 185
 - banquera, 91
 - comercio de, 25
 - diversidad estructural de, 180
 - especies de, 5, 26, 49, 175, 185, 192, 194, 206, 207
 - floración, en, 36, 175, 177, 192
 - hospedera
 - características físicas de la, 171
 - defensas químicas de la, 171
 - insectarias, 187
 - invernadero, de, 152
 - manipulación arquitectónica de las *v. Kairomonas*
 - manipulación genética de las *v. Kairomonas*
 - manipulación química de las *v. Kairomonas*
 - nativas, 86, 192
 - no-hospedera, 184
 - ornamentales, 54
 - resistencia de, 2
 - sanidad de las plantas, 24
 - semillero, de, 152
 - subtropicales, 89
 - tropicales, 89
- Plumilla, 192
- Población(es)
 - factores de crecimiento de, 3, 4, 11-14, 16-18, 22, 111, 130, 152, 170, 182
 - método para estudiar, 15
 - microbiana del suelo, 24
 - ninfas, de, 195
 - cicadélido de la uva, del, 195
 - plaga, de
 - niveles aceptables de, 136
 - niveles aceptables, a, 194
 - regulación de, 4, 18, 19
- Polen, 30, 32, 34, 35, 44, 46, 54, 63, 64, 71, 83, 101, 174, 176, 177, 182, 186, 189, 192, 194, 205, 206
- Policultivo(s), 46, 48, 173, 181, 184, 186, 207
 - algodón con sorgo, 174
 - alta diversidad, 186
 - condiciones intrínsecas, 186
 - disminución de herbívoros en, 184
 - estrategias de manejo de insectos en, 186
 - sistemas tradicionales de, 178
- Polífagos, 64
- Polihedron, 133
- Polillas, 32, 44, 100, 138
- Polinización, 24, 179
- Polinizadores, 54, 84, 106, 175
- Posparasítica, 143, 144
- Posparasitos juveniles, 143
- Predación
 - factores que influyen en, 65
 - interacciones en la, 65

intragremial, 66
 no específica, 54
 plagas, de, 171
 Predador(es)
 incremento de, 164, 174
 Preesporangios, 156
 Presa(s), 4, 10, 15, 28, 30, 33, 35, 38, 41, 45-48, 51, 52, 57-60, 62-69, 74, 76, 175
 alternativas, 176, 190, 206
 disponibilidad de, 173
 defensas de la, 67
 disponibilidad de la, 35, 65, 68
 depredadores, para, 66
 específica
 adaptación a la, 69
 depredador, del, 67
 fluctuantes
 poblaciones alternativas de, 171
 tipo de, 30, 40, 64, 65
 Procariotas, 109
 Producción
 agrícola china, 168
 comercial, 117, 122, 150, 154, 156
 cultivos, de
 sistemas actuales de, 172
 masiva, 112, 114, 122, 147, 164, 166
 nematodos, de, 150
 Productividad
 incremento de, 181, 185
 policultivos, en, 182
 Productos
 control biológico, de, 166, 169
 disponibles en el comercio, 168
 costo de los, 117, 150, 151
 levadura, a base de, 63
 químicos
 nocivos, 67
 volátiles, 66
 Programa de Control Biológico del USDA, 92
 Proteasas, 111, 119, 127
 Proteína(s), 114, 119, 134
 anti-inmunes, 145
 cristalina, 134
 flagelares
 Bt, de, 119
 vitelogénicas, 143
 Proteólisis, 119
 Protozoos
 clasificación de, 153
 ciclo de vida de, 153
 v. t. Índice taxa
Prunus sp., 175
 Pseudococcidae, 34
 control biológico con, 6
 control del, 63
 v. t. Áfidos

Q

Químicos continuos
 thrips, contra, 9
 Quinchamalí, 192
 Quitinasas, 111, 127

R

Rábano, 42, 192
 Rastro químico, 41
 Ratas, 27
 Razas patogénicas, 115
 Reciclaje de nutrientes, 24, 179, 207
 Recursos
 alimenticios, 173, 180-182, 187-189, 192, 194
 alternativos consistentes, 194
 áreas con, 174, 177
 enemigos naturales, para los, 189
 v. t. Alimentación
 estacionales, 187
 suplementarios
 provisión de, 176
 Refugio(s)
 enemigos naturales, para, 190
 invernación y nidificación, para, 186
 Remolacha azucarera, 45, 124
 Repelente
 cicadélidos, de, 185
 químico, 184
 Repollo, 1, 31, 42, 176, 177, 185
 Reproducción, 11, 12, 15, 24, 27, 30, 57, 64, 67, 81, 89, 90, 104, 110, 112, 116, 122, 133, 135, 142, 154, 155, 173, 176, 182-184
 cálculo de, 12
 causas de, 12
 inhibición de la, 154
 partenogénica, 90
 saprofítica, 116
 sexual, 142
 tasa de, 12
 Residualidad
 alta, 117
 aumento de, 170
 Resistencia
 ambiental *v.* Valor k
 desarrollo de
 insectos, por parte de, 7
 parasitoides, en, 10
 química, 9, 10
 razas con, 57
 Resurgencia
 plagas, de, 24
 RNA
 cadena doble de, 139
 virus, 133

- Robles, 84, 85
 Romero, 191
 Rosa(s), 39, 85
 amarilla, 90
 Rotación(es), 46, 48, 186
 cultivos, de, 182
- S
- Salivazos, 156
 Saltamontes, 124, 126, 129, 154
 Saltarín de la papa
 ninfas del, 46
 Semillas de plantas, 40
 Senecio, 192
 Sentifervirus, 140
 Septicemia(s), 114, 120, 144, 145
 Sésamo, 174
 v. l. Cultivo(s) intercalados
 Seychelles, archipiélago de, 34
 Siembra
 bandas, en, 183
 intercalada, 172
 Siete huiras, 191
 Simbiontes, 91
 Simetría bilateral, 141
 Sinomona volátil de las plantas, 66
 Sinovigenia, 75
 Síntesis de proteínas
 reducción de la, 143
 Solventes orgánicos, 156
 Sorgo, 34, 35, 38, 103
 v. l. Cultivo(s) intercalados
 Soya, 34, 96, 120, 124, 127, 138, 150
 campos de, 31
 plagas de lepidópteros en, 127
 Spodopterin, 140
 Spod-X, 137, 138, 140
 Sporeine, 114
 Suelo
 calidad del, 208
 carábidos en el, 174
 Superfamilia(s), 71, 83-85, 96, 97, 107
 Superparasitismo, 73
 Supresión
 organismos fitófagos, de, 63
 plagas, de
 cultivos agrícolas, en, 54
 forestales, en, 54
- T
- T. ostriniae*
 morfología, 93
 v. l. Índice taxa
- T. pennipes*
 morfología, 81
 v. l. Índice taxa
- Tabaco, 46, 108, 122, 166, 167, 171, 176
 Taladrador europeo del maíz, 46, 93
 control del, 93, 100
 Té de burro, 192
 Tendencias poblacionales, 18
 predicción de, 18
 Tenthredinidae
 pupas de, 107
 v. l. Índice taxa
- Termitas, 126
 Terpenos, 66
 Tetraclorvinfos/diclorvinfos, 131
 Tierras agrícolas
 diversidad en las, 172
 mecanización en las, 172
 Tijeretas
 depredadoras de áfidos, 56
 TM Biocontrol-1, 140
 Tolueno, 156
 Tomate, 34, 44, 48, 90, 91, 100, 122, 137
 v. l. Índice taxa
- Toxemias
 larvas de mosquitos, en, 114
 Toxicidad
 jeñenes, para, 118
 mosquitos, para, 118
 Toxinas
 anabólicas, 110
 bassianolide, 128
 catabólicas, 110
 cyclopeptidasa, 128
 pépticas, 123
 proteicas, 111
 variedad *kurstaki*
 resistencia a, 120
- Tralhuén, 192
 Trampas
 amarillas *v.* Trampas pegajosas
 azules *v.* Trampas pegajosas
 feromonas, con, 126
 pegajosas, 194, 195
 Transmisión
 contacto directo, por, 154
 transovárica, 123
Transovum v. Contaminación externa
- Trébol(es)
 dulce, 190
 nativos, 108
 Trichocap, 169
 Triclopir, 150
 Trigo, 34, 35, 38, 103, 108, 124, 149, 189,
 195, 205

U

Umbral(es)

- control, de, 21
- daño(s), de, 21, 25
- económico(s), 2, 21, 27, 18, 22, 170
- plaga, de la, 27
- poblaciones de plagas, de las, 20

USDA-ARS, 162

Uvas, 57, 60

V

Valle de San Joaquín, 31, 175, 177, 183

Valor k, 12

Variación genética, 69

- agentes de control biológico, de los, 163
- asociaciones estacionales, en las, 68
- control biológico, para el, 68
- grupo de, 162
- hábitat en el, 68

Varilla brava, 191

Vautro, 191

Vegetación

- arbustiva, 192
- eliminación de los residuos de, 190
- faja de, 194
- v. t.* Corredor vegetal

nativa

- adyacente a los cultivos, 108

natural

- circundante, 174, 186, 187
- desplazamiento de la, 24
- manipulación de la, 173

residuos de, 190

simplificación de la, 108

Vegetales, 64, 66, 82, 140, 161, 167, 173, 187, 208

ensamblajes de

- efectos reguladores de los, 184

Verbena, 190, 191

Vermiculita

- sustratos de, 46

Vertebrados

- control biológico de, 27
- inocuidad hacia, 121
- silvestres, 27

Vespidae

- desventajas, 55
- v. t.* Índice taxa

Viguiera, 192

Viñedo(s), 9, 45, 175, 177, 193-195, 198, 199, 205, 206

Virales, inclusiones, 110, 133-136, 141

Virión(es), 133-135, 139, 141

Virulencia, 111, 126, 141, 147, 153, 157

Virus

- agentes de control, como, 156
- agentes patógenos de insectos, como, 132
- ataque de, 124
- ciclo de vida del, 139
- control biológico con, 138
- cultivo de, 133
- in vitro, 139
- método potencial en la transmisión de, 134
- ocluidos, 141
- patogénicos
 - artropodos, de, 133
- producidos masivamente en laboratorio, 138

Visnaga, 190

Vulnerabilidad

- enemigos naturales, a, 67

Y

Yuca, 55, 74, 88, 166, 174

cultivo de, 57

plagas de la, 4

Yuyo, 191

Z

Zanahoria(s), 185

silvestre, 190